АКАДЕМИЯ НАУК СССР

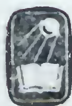
ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 57

8

АВГУСТ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД 1972

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 57 (1972) № 8

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Е. Г. Бобров, *М. М. Голлербах*, *П. М. Жуковский*, *О. В. Заленский*, *Е. М. Лавренко* (главный редактор), *Д. В. Лебедев*, *Г. Г. Левин* (секретарь), *С. Ю. Липшиц*, *Б. Н. Норин* (зам. главного редактора), *В. М. Понятовская*, *Т. А. Работнов*, *В. И. Разумов*, *Л. Е. Родин*, *И. Д. Романов*, *В. П. Савич*, *А. К. Скворцов*, *В. Б. Сочава*, *А. Л. Тахтаджян*, *Б. А. Тихомиров*, *А. И. Толмачев*, *Ан. А. Федоров*, *Б. А. Юрцев*, *М. С. Яковлев* (зам. главного редактора).

EDITORIAL BOARD

E. G. Bobrov, *An. A. Fedorov*, *M. M. Hollerbach*, *E. M. Lavrenko* (Editor-in-Chief), *D. V. Lebedev*, *H. G. Levin* (Secretary), *S. J. Lipschitz*, *B. N. Norin* (Associate Editor), *V. M. Poniatovskaja*, *T. A. Rabotnov* *V. I. Razumov*, *L. E. Rodin*, *I. D. Romanov*, *V. P. Savicz*, *A. K. Skvortsov*, *V. B. Soczava*, *A. L. Takhtajan*, *B. A. Tikhomirov*, *A. I. Tolmatchev*, *M. S. Yakovlev* (Associate Editor), *B. A. Yurtsev*, *O. V. Zalensky*, *P. M. Zhukovsky*.

УДК 575.127+581.151+581.524.3

Е. Г. Бобров

ИНТРОГРЕССИВНАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ, ФОРМООБРАЗОВАНИЕ И СМЕНЫ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

С 4 рисунками

E. G. BOBROV. INTROGRESSIVE HYBRIDIZATION, SPECIATION AND SUCCESSION OF VEGETATIVE COVER

Интрогрессивная гибридизация есть явление, протекающее в природных условиях на обширных пространствах на протяжении тысячелетий, связанное с палеогеографическими событиями. Интрогрессивная гибридизация обычно охватывает в определенном районе не отдельные пары видов, а многие виды. В интрогрессию вступают виды, относящиеся к разным видовым рядам или к разным секциям рода.

Сложившиеся в процессе интрогрессии гибридные формы малоустойчивы. Изменение климатической обстановки приводит к поглощению гибридов тем из предков-родителей, для которого это изменение более благоприятно. Поглощение одним видом-эдификатором его же гибридных популяций отражает вытеснение одной викарирующей формации другой формацией. Интрогрессивная гибридизация, протекавшая в третичное время и приведшая к формообразованию, ныне отражаемому в классификации секционным уровнем (*Picea* sect. *Omorika*, *Larix* sect. *Multiseriales*), не создала новых устойчивых линий развития.

Интрогрессивная гибридизация в известных нам случаях, как и в примерах с двумя указанными родами (елей и лиственниц), не открыла и не открывает новых эволюционных перспектив.

Явлению интрогрессивной гибридизации в отечественной литературе уделяется в настоящее время все большее и большее внимание. Это, конечно, очень хорошо, так как явление это мало известно. Полагают, что интрогрессивная гибридизация имеет первостепенное значение для практики растениеводства. В высокой степени важно правильное понимание этого явления и для выяснения некоторых общих вопросов эволюции растений. В последних относящихся к нему публикациях ощущается некоторое смещение представления о нем, вследствие чего интрогрессивной гибридизацией иногда называют явления, сюда не относящиеся. Это связано более всего с тем, что сама гибридизация крайне многогранна и в природе проявляется многообразно.

Понятие об интрогрессивной гибридизации, как и о всяком другом природном явлении, появилось не вдруг в законченном виде, а складывалось и развивалось постепенно в ходе полевых наблюдений и в работах прежде всего ботаникогеографических, казалось бы далеких от проблем генетики и эволюции. Ботаники-систематики в сущности не замечали его из-за трудности обнаружить его проявление в гербарных коллекциях, содержащих образцы растений, относительно случайно собранные. Оно было обнаружено в результате внимательных наблюдений в природе, при региональных флористических исследованиях, проводившихся на сравнительно обширных территориях.

В самое последнее время некоторые растениеводы-генетики и селекционеры стали объяснять интрогрессивной гибридизацией происхождение многих важнейших культурных растений. Исходя из формального опре-

деления этого явления, данного Андерсоном, они тем не менее, может быть, и правы в некоторых случаях. Несомненно, однако, то, что интрогрессивная гибридизация видов в природных условиях, т. е. при последующем естественном отборе, и при отборе искусственном — в условиях культуры, протекает в принципиально различных условиях, почему ту и другую необходимо различать.

Следует здесь же подчеркнуть и то, что конечные результаты интрогрессивной гибридизации при дальнейшем естественном отборе и при отборе искусственном совершенно различны.

В последние годы к явлению интрогрессивной гибридизации относят нередко и одиночные «случайные» гибриды и случаи так называемого периферического гибридогенеза, описанного С. В. Юзепчуком (1925).

Из сказанного ясна необходимость определить сущность явления интрогрессивной гибридизации, протекающей в природных условиях. Для этого следует прежде всего проследить за развитием представлений об этом явлении у разных авторов. Ради удобства изложения мы позволим себе рассказать раньше о нашем собственном в этом отношении опыте (Бобров, 1944).

Прямые флористические исследования 1943 г. на Средней Волге, близ г. Казани, показали, что массы представителей родов *Picea, Pulsatilla, Primula, Rosa,* широко распространенных здесь на границе эрратической области и на прилежащих территориях, нельзя отнести с определенностью к тому или другому виду. Единственное объяснение этому могло дать предположение о гибридизации распространных здесь и в смежных областях видов, которые встретились при расселении по этой обширной территории. Тогда было высказано предположение, что в эрратической области европейской части СССР произошло гибридное смешение видов в результате их встречных миграций, при заселении освобождаемых ледником территорий. Было предположено также, что гибридное смешение видов протекало здесь на протяжении многих тысячелетий на обширной свободной для заселения территории, где гибридные потомки нашли свободные экологические ниши, обеспечившие их дальнейшее существование. Тогда же было отмечено, что результаты гибридизации в этих условиях должны проявляться на обширных территориях, в масштабах географических. Там же мы заметили, что это явление, характерное для севера европейской части СССР, отнюдь не только местное, но могло происходить и в других областях земного шара, где формирование растительного покрова проходило в сходных условиях. Таковыми являются встречные миграции физиологически совместимых видов и длительный во времени процесс их гибридного взаимодействия при наличии свободных местообитаний. Описанное явление было нами названо тогда гибридным смешением видов.

Как ни интересны были эти наблюдения и вытекающие из них выводы, наша работа (Бобров, 1944) не обратила на себя внимания отечественных ботаников. Ее, однако, заметили по реферативному журналу американские авторы, как это можно видеть из публикации дендролога-генетика Дж. В. Райта (Wright, 1955).

Очень важным в истории вопроса было опубликование Г. Э. Гроссетом (1958) исследования о распространении *Cornus sanguinea* s. l. Здесь речь шла об интрогрессии восточного *C. australis* и западного *C. sanguinea* в послеледниковое время в связи с формированием растительного покрова степной и лесостепной зоны на европейской территории СССР. Гроссет первый показал, что гибридное смешение видов, описанное Бобровым, и интрогрессивная гибридизация Андерсона отражают одно и то же природное явление. В этой же работе Гроссета была высказана мысль о поглощении реликтовых островов одного вида рода *Cornus* другим видом в процессе интрогрессии.

Итак для описанного нами явления гибридного смешения видов ранее было предложено название интрогрессивная гибридизация, каковым и следует, очевидно, пользоваться.

Это название, предложенное американским ботаником-генетиком Эдгаром Андерсоном, было нам неизвестно, так как некоторые ранние работы Андерсона, касающиеся этого вопроса, печатались в генетических журналах, другие же его статьи, относящиеся к генетическому анализу гибридов американских видов традесканции, флокса и ириса, просто не привлекли моего внимания. В высокой степени интересно то, что об интрогрессивной гибридизации Андерсон говорил в сущности теми же словами, что и мы о гибридном смешении видов, подчеркивая то, что это явление связано с расселением видов, вызванным событиями плейстоценового времени, что оно протекает на обширной свободной для заселения территории при наличии свободных экологических ниш. Никаких сомнений не было в том, что и Андерсон, и Бобров совершенно независимо обнаружили и описали одно и то же явление.

В 1959—1960 гг. мы обратились к флоре Средней Сибири, в частности к территориям, прилежащим к Байкалу, где, как это мы и ранее предполагали, это явление должно быть широко представлено в связи с событиями плейстоцена. И действительно, явление интрогрессивной гибридизации во флоре Байкальской Сибири (Бобров, 1961) оказалось очень ярко выраженным. Без особо трудных поисков можно было заметить его у нескольких пар видов *Betula, Adenophora, Oxytropis,* у очень широко распространенных видов *Larix, Polygonum* (§ *Aconogon*), *Sanguisorba,* а также у отдельных пар видов *Spiraea, Potentilla, Ribes, Vicia* и у некоторых других.

В дополнение к тому, что нам уже было известно об этом явлении ранее, можно было добавить, что в определенных условиях интрогрессивной гибридизацией охватываются на определенной же территории не отдельные пары видов, а многие виды, десятки их, и что интрогрессирующие виды являются элементами разных растительных формаций, почему можно говорить в известной мере об интрогрессии формаций. В связи с гибридизацией сибирской и даурской лиственниц было замечено очень важное явление, имеющее общее значение, — поглощение с течением времени гибридных популяций, сложившихся в результате интрогрессивной гибридизации, тем из предков-родителей, для которого возникшая климатическая обстановка оказывается более благоприятной. Там же было отмечено, что для истинного формообразования интрогрессивная гибридизация имеет сравнительно ограниченное значение.

Советские ботаники составили себе представление об интрогрессивной гибридизации по работе Эдгара Андерсона (Anderson, 1949 г.). Его книжечка, представляющая собой обзор нескольких примеров интрогрессии видов, открытой в Северной Америке, написана как руководство для полевых работников, очень интересное и как таковое очень полезное. Оно хорошо известно, и нет нужды его пересказывать. Следует, однако, обратить внимание на то, что Андерсон решительно уклоняется здесь от обсуждения вопроса об общем значении явления интрогрессивной гибридизации. В первом же абзаце этой книжки он пишет: «У нас нет основания для суждения о важности гибридизации для эволюции». На последней странице, в эпилоге, где следовало бы подвести итог всему сказанному, он пишет следующее: «Насколько важна интрогрессивная гибридизация. Я этого не знаю. Однако совершенно ясно: ее важность парадоксальна. Самая незаметная интрогрессия приобретает большое биологическое значение. Она может иметь очень большую фундаментальную важность, если мы даже современными грубыми методами можем не более чем продемонстрировать ее существование».

Еще более известна советским ботаникам обзорная работа Андерсона (1953) об интрогрессивной гибридизации, опубликованная в очень авторитетом издании — «Biological reviews» (28,3).

Здесь Андерсоном повторено (стр. 302) и особо подчеркнуто определение этого явления: «Интрогрессивная гибридизация определяется как постепенная инфильтрация зародышевой плазмы одного вида в таковую

другого, как следствие гибридизации и повторного обратного скрещивания».

Обращает на себя внимание § 5 выводов этого обзора, где указывается, что гибридизация видов особенно заметна там, где человек значительно изменил естественную среду. Как пример этого указывается Новая Зеландия, где деятельность человека (полеводство и животноводство европейского типа) привела к разрушению естественного растительного покрова и образованию новых экологических ниш, в которых образовавшиеся гибриды смогли выжить. Нельзя не обратить внимания на то, что Андерсон относит здесь к интрогрессивной гибридизации и случайную гибридизацию видов, в сущности повсюдную, которую постоянно можно наблюдать при разрушении растительного покрова. Продукты такой гибридизации очень недолговечны и при восстановлении естественной растительности обречены на гибель. В таких случаях нет уверенности и в том, что здесь имело место повторное обратное скрещивание. С этим же явлением он связывает (ср. § 13 выводов) также происхождение сорных и культурных растений. Об этом он говорит (стр. 304) так: «Их происхождение было известно как следствие интрогрессии, часто многократной интрогрессии».

Что касается истинно культурных растений, таких, например, как пшеница и кукуруза, то гибридное происхождение их несомненно. Может быть и можно отнести эту гибридизацию к интрогрессивной по формальному определению последней Андерсоном. Необходимо, однако, иметь в виду то обстоятельство, что в данном случае какие-то гибридные формы, может быть и имевшие повторное обратное скрещивание, были взяты из природы человеком и подвергнуты искусственному отбору. В природе же гибридные потомки подвергаются отбору естественному на протяжении многих тысячелетий и на громадных пространствах. Конечный же результат естественного отбора гибридов определяется прежде всего изменением условий их существования. Необходимо, конечно, и здесь различать искусственный отбор от естественного.

Отнесение примеров «повсюдной» гибридизации, а также генезиса культурных растений к интрогрессивной гибридизации меняет первоначальное представление об этом явлении, как явлении, протекающем в естественных условиях. Мы видим, таким образом, что определение Андерсона может быть отнесено и к кратковременному, даже двусезонному полевому опыту. В связи со сказанным очевидно, что чисто генетическое определение этого явления недостаточно.

В свое время мы писали (Бобров, 1944) о «гибридном смешении видов» как процессе, протекающем в природных условиях, на обширных пространствах, на протяжении тысячелетий, при встречных миграциях физиологически совместимых видов и при наличии свободных экологических ниш. Таков ботаникогеографический аспект явления.

В этой же обзорной статье Андерсон (§ 12) указал на то, в каких природных областях США интрогрессия видов должна быть обычной — там (стр. 304), «где фауны и флоры были объединены, разделены и вновь объединены в третичное и плейстоценовое время изменением береговой линии, наступанием и отступанием области пустыни и т. д.». В этом параграфе выводов Андерсон обращается опять к ботаникогеографическому аспекту явления. Заметим между прочим, что в сущности это же было сказано и в нашей работе 1944 года. Самое важное, однако, то, что в этой очень важной работе Андерсона (1953) ничего не сказано об общем значении интрогрессивной гибридизации для эволюции.

В связи с последним интересно обратиться к статье Андерсона и Стеббинса (Anderson a. Stebbins, 1954) «Гибридизация как эволюционный стимул». Здесь речь идет о том, что в общей истории развития живых организмов были вспышки эволюционной активности и что «скорость эволюции при этих вспышках, очень может быть, была обязана гибридизации». Они указывают (стр. 386) на то, что «изучение интрогрессии (гибридизация и последующее обратное скрещивание) показало, что под

влиянием человека эволюция ускоряется». Говоря о том, что сами авторы «далеки от того, чтобы делать выводы по общей теории эволюции», они утверждают, что под влиянием нового экологического фактора — человека фауны и флоры легко вступают в контакт и что наличие более или менее открытых местообитаний в связи с опустошением природной среды дает селективное преимущество (стр. 386) «новым отклонениям гибридных потомков».

Появление первых позвоночных на изолированных континентах и островах, первых гигантских травоядных рептилий, первых травоядных млекопитающих должно было создавать подобные опустошения в биотической обстановке своего времени. «Интрогрессия должна была играть такую же преобладающую роль в этих опустошенных местообитаниях, как это происходит и теперь под влиянием человека» (стр. 379). Следует все же сказать, что, как ни красочно это построение, оно остается лишь общим соображением.

В тексте статьи Андерсона и Стеббинса есть замечание о том, что гибридизация может дать «три возможных результата: интрогрессию, сегрегацию новых типов без обратного скрещивания и аллополиплоидию. Это, конечно, верно, но и это также лишь общее соображение, как и повторенное (стр. 380) замечание Андерсона — «Я полагаю, что в определенное время и в определенных местах интрогрессия могла быть общим эволюционным фактором большой важности».

В связи с обсуждаемым вопросом чрезвычайно интересна статья Стеббинса (Stebbins, 1959) «Роль гибридизации в эволюции». Здесь сообщается общая гипотеза по этому вопросу, существо ее сводится к следующему. Быстрый темп эволюционного развития достигается только популяцией с высокой степенью генетической изменчивости, находящейся в быстро меняющейся среде, которая предлагает популяции новые экологические ниши. Степень генетической изменчивости вызывается генетической рекомбинацией, достигаемой массовой гибридизацией между популяциями, имеющими разные адаптивные нормы. Факторы, содействующие репродутивной изоляции, могут быть преодолены полиплоидией, интрогрессией или особыми типами сегрегации. В таких условиях могут образоваться новые эволюционные линии, изолированные от анцестральных типов. Указывая на то, что успешная гибридизация происходит в типах, только комбинирующих морфологические и адаптивные признаки родительских форм, Стеббинс замечает, что в исключительных обстоятельствах могут быть порождены действительно новые типы. Это может быть достигнуто «посредством трансгрессивной изоляции или проявлением в гибридном потомстве мутаций, которые или существовали у родительских видов как неадаптивные рецессивы или же произошли во время гибридизационного процесса».

Мы видим, что, по мнению Стеббинса, при гибридизации только в исключительных обстоятельствах — при проявлении мутаций или при изоляции — могут быть созданы новые типы, способные дать новые эволюционные линии. Нельзя не согласиться с этим выводом.

В сущности этого же мнения придерживается и П. М. Жуковский (1970), полагая (стр. 367), что «не следует недооценивать интрогрессии как существенного фактора эволюции», но он «не считает гибридизацию основным фактором эволюции. Мутации и отбор, интрогрессия и отбор — это основные эволюционные процессы в популяциях и фитоценозах». Следует также напомнить, что Е. Н. Синская (1948) в ее книге «Динамика вида», обсуждая вопрос о значении гибридизации для эволюции заявляет (стр. 326): «мы подчеркиваем вторичное значение гибридизационных процессов, которые только усложняют основной процесс, как бы вплетаются в него: временное слияние формообразовательных рек только обновляет и расширяет материал отбора для дальнейшей эволюции». Заметим, что это мнение Синской было высказано еще до работ Стеббинса и Андерсона. Соответствующие ранние работы Андерсона Синская просто не знала, так же как и автор этих строк.

Обсуждение вопроса о значении гибридизации для эволюции начал выдающийся советский ботаник М. Г. Попов. В одной из ранних работ (Попов, 1927), посвященных систематике некоторых видов из родов *Eremostachys, Zygophyllum, Agropyrum* и *Elymus*, Попов пришел к следующим выводам (стр. 272): «...формообразовательный процесс захватывает одновременно массу особей и развертывается на большом пространстве. Границы распространения некоторых видов могут быть обусловлены соприкосновением с другими видами, которые действуют на первые гибридизационно. Расы и виды могут возникать конвергентно путем гибридизации между близкими парами видов. Эволюционная судьба вида, его модифицирование, зависит от того, с какими видами иной структуры он приходит в соприкосновение. Последнее же определяется условиями среды и ее изменением — ходом геологических процессов».

Из формулировок этих выводов очевидно, что М. Г. Попов этой своей работой обратил внимание на то явление, которое позднее было названо Бобровым смешением видов, а Андерсоном — интрогрессивной гибридизацией. Из выводов Попова следует и то, что он придавал большое значение гибридизации для видообразования. В следующем же году Попов (1928) в тезисах своего доклада на эту тему утверждал, что «гибридизационные процессы создают новые формы, расы, виды и деформируют старые, т. е. играют значительную роль в трансформации растительного мира».

Следует указать на то, что в работе 1927 г. Попов, обсуждая изменчивость и распространение *Eremostachys eriocalyx,* заявил (стр. 246—247), что скрещивания «могут повести к поглощению новым пришельцем ранее здесь бывшего вида».

Справедливость требует признать, что Попов был первым из исследователей нашего времени, обратившим внимание на интрогрессивную гибридизацию в природных условиях.

Подводя итог сказанному в этом обзоре, мы можем заключить, что первоначальное (в 40-х годах) представление об интрогрессивной гибридизации или гибридном смешении видов заключалось в том, что массовая гибридизация отдельных пар видов и распространение гибридов на обширных территориях связаны с событиями плейстоцена и наличием свободных экологических ниш. Это представление было дополнено в нашей работе 1961 года тем, что в определенных условиях в интрогрессию могут вступать не отдельные пары видов, а многие виды, десятки их, что эти виды являются элементами разных растительных формаций, почему можно говорить даже об «интрогрессии» формаций. Тогда же было указано на то, что в природе можно видеть поглощение сложившихся в процессе интрогрессии популяций тем из предков-родителей, для которого климатическая обстановка более благоприятна.

Далее Андерсон (1953) отнес к интрогрессивной гибридизации и обычные случаи гибридизации и происхождение сорняков и культурных растений, с чем, однако, нельзя согласиться. Гибридное происхождение многих культурных растений несомненно, но созданы они были в процессе искусственного отбора. Андерсон уклонился в этой работе от обсуждения вопроса о значении гибридизации для эволюции, полагая, однако, что в определенных местах и в определенное время интрогрессия могла быть общим эволюционным фактором большой важности. В работе 1954 г. Андерсон и Стеббинс указали на то, что важнейшим экологическим фактором, ускоряющим эволюцию, теперь является человек, разрушительная деятельность которого в природе приводит к созданию экологических ниш, в которых селективное преимущество получают «новые отклонения гибридных потомков». Как уже отмечалось, в более поздней работе Стеббинс (1959) подчеркнул, что гибридизация только в исключительных обстоятельствах — при проявлении мутаций или при изоляции — может привести к созданию новых типов.

Таков в самом кратком виде обзор довольно противоречивых мнений об интрогрессивной гибридизации и некоторых близких к ней явлениях и об их значении для эволюции.

Занявшись систематикой хвойных *Pinaceae,* мы к немалому своему удивлению увидели, что явление интрогрессивной гибридизации в этом семействе отнюдь не редко. Ранее нам было известно (Бобров, 1944) об интрогрессии двух видов *Picea* (*P. obovata, P. abies*), мы предполагали также и интрогрессию двух видов *Abies* (*A. cephalonica, A. alba*). Оказалось, что интрогрессивная гибридизация в роде *Picea* не только не редка, но скорее является нормой. Достаточно сказать, что в интрогрессию в этом роде вступают 6 или 7 пар видов в разных частях северного полушария.

Обратимся к интрогрессии *Picea* в Европе (Бобров, 1971). Западную Европу в самом конце неогена населяла *P. abies*. Этот вид пережил ледниковое время в восточных Альпах. К плейстоцену все другие виды *Picea* в Средней и Западной Европе вымерли. Сибирская ель *P. obovata* распространилась в Средней и Западной Европе только в самом конце плиоцена, а вернее с началом оледенения или даже в первое межледниковье. *P. obovata* была оттеснена наступившим оледенением к югу, в горы Средней Европы, где и расселилась в верхнем поясе гор, который был недоступен для *P. abies*.

Позднее, с отступанием горных ледников, *P. obovata* поднялась в еще более высокие горизонты гор. Это свидетельствуется тем, что ель, распространенная в высокогорьях Средней Европы — в Альпах и Судетах сходна с *P. obovata*, европейские ботаники отнюдь не случайно отличали ее от *P. abies*.

Потепление, начавшееся в атлантическое время, т. е. 5—6 тысяч лет назад, благоприятствовало распространению *P. abies,* оттеснению *P. obovata* в более высокий пояс гор и постепенному поглощению в процессе интрогрессивной гибридизации гибридных форм того и другого вида, образовавшихся ранее в полосе их контакта.

К нашему времени процесс этот зашел так далеко, что высокогорные популяции *P. obovata* стали уже малозаметными на фоне пояса охватывающих их гибридов, все более теряющих признаки сибирского вида. Эти гибриды в нижнем горном поясе и в прилежащих равнинах окружены типичной *P. abies*.

Высокогорные ельники среднеевропейских гор — это остаточные популяции *P. obovata*, все более поглощаемые европейской елью *P. abies*.

Аналогичный процесс протекает и на равнинах Северо-Восточной Европы, причем охваченная им территория простирается более чем на 1000 км по широте и по долготе. Климатическое потепление, благоприятствующее расселению европейской ели *P. abies*, способствует и здесь поглощению западноевропейским видом гибридных популяций сибирской ели и европейской ели, вступивших в эрратической области в гибридный контакт в плейстоценовое время. Это поглощение мы отметили еще в работе 1944 года.

Поглощение одним видом-эдификатором в определенных условиях его же гибридных популяций отражает вытеснение одной викарирующей формацией другую. Процесс начинается, вероятно, сменой эдификаторов, за каковым следует смена кондоминантов и других ценотически подчиненных видов.

В эрратической области восточной Европы идет процесс вытеснения формации елового леса сибирского типа (эдификатор — *P. obovata*) еловым лесом (формацией) западноевропейского типа (эдификатор — *P. abies*). Мы являемся свидетелями того, насколько далеко зашел этот процесс. Если мы зададимся вопросом о том, как долго он будет продолжаться, мы должны будем ответить — неопределенно долго, до тех пор, пока климатические условия этому процессу будут благоприятствовать и если можно было бы исключить влияние разрушительной деятельности человека. Если же, в силу каких-либо причин, климатические условия изменятся и станут более благоприятными для *P. obovata*, процесс остановится и даже обратится вспять.

Обратим далее внимание на обширную территорию советского Дальнего Востока и прилежащую территорию Северо-Восточного Китая. Здесь, по нашему мнению, идет процесс интрогрессивной гибридизации, значительно более сложный. Распространенная от Белого моря до Охотского *Picea obovata* вступает в интрогрессию в северной части очерченной на карте территории (рис. 1) с *P. ajanensis*, а южнее с *P. koraiensis*. На са-

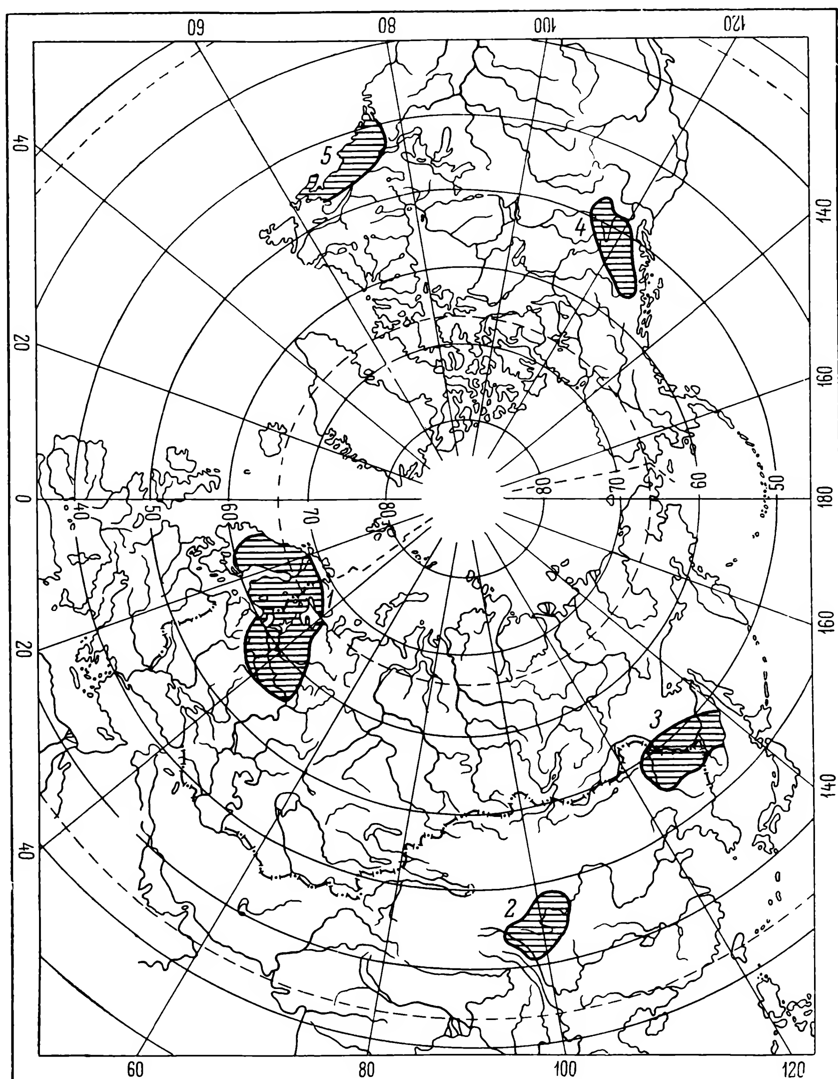


Рис. 1. Области интрогрессивной гибридизации видов *Picea*.

1 — *P. abies* (L.) Karst. и *P. obovata* Ledeb.; *2* — *P. asperata* Mast. и *P. likiangensis* (Franch.) E. Pritz.; *3* — *P. obovata* Ledeb. и *P. ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr. на севере, *P. obovata* и *P. koraiensis* Nakai на юге, а также, по-видимому, *P. ajanensis* и *P. koraiensis* на юге Советского Приморья; *4* — *P. glauca* (Moench) Voss. и *P. engelmannii* Engelm.; *5* — *P. mariana* (Mill.) Britt., Sterns et Pogg. и *P. rubens* Sarg.

мом же юге этой территории, как кажется, корейская ель (*P. koraiensis*) вступает в интрогрессию с елью аянской (*P. ajanensis*). Заметим, однако, что здесь на юге более вероятна интрогрессия между елью корейской (*P. koraiensis*) и гибридами сибирской и аянской елей (*P. obovata*$\times$*ajanensis*), а не с чистой *P. ajanensis*.

Материал с Дальнего Востока в гербариях недостаточен, почему трудно выяснить истинные географические отношения названных видов и их гибридных форм. Они могут быть хорошо определены лишь при тщательных исследованиях популяций в природных условиях.

Создается такое впечатление, что на Дальнем Востоке в процессе интрогрессивной гибридизации идет поглощение сибирской елью *P. obovata* ели аянской *P. ajanensis* и ели корейской *P. koraiensis*. Этот процесс интрогрессии определяет и в известной степени отражает вытеснение формацией еловых лесов сибирского типа (эдификатор *P. obovata*) формации ельников аянских (эдификатор *P. ajanensis*) и формации ельников корейских (эдификатор *P. korajensis*). Это поглощение и вытеснение, связанные с интрогрессивной гибридизацией, вызваны климатическими сдвигами, происшедшими здесь в самом конце плейстоцена и в голоцене. Климатические же перемены определялись глубоким, на 2000—3000 м опусканием в море восточной окраины континента, происшедшим совсем недавно.

На карте показаны еще 3 значительных области, на территории которых протекает интрогрессия нескольких видов *Picea*. Мы воздержимся от того, чтобы обсуждать вопрос о направлении процесса интрогрессии в каждом из этих случаев, обратив, однако, внимание на интрогрессию *P. mariana* и *P. rubens* в приатлантической Северной Америке. Интрогрессия названных видов, описанная канадскими авторами, обращает на себя внимание тем, что эти виды очень близки и, по нашему мнению, относятся к одному видовому ряду — series *Rubentes*.

Дело в том, что в интрогрессивную гибридизацию вступают, как правило, виды, отнюдь не ближайшие родственные. Это, конечно, вполне понятно, так как ближайшие виды рядом не растут. Виды, вступающие в интрогрессию, обычно относятся к разным видовым рядам (series) или к разным секциям (sectio). В редких случаях в интрогрессию вступают виды, относящиеся даже к разным родам, что на первый взгляд кажется совершенно невероятным.

На межродовую гибридизацию хвойных в природных условиях недавно указал Госсен (Gaussen, 1966). Он сообщил, что *Picea sitchensis* гибридизирует с *Tsuga heterophylla*. Их межродовой гибрид *Tsuga-Picea hookeriana* распространен в верхнем поясе прибрежных хребтов Скалистых гор от Аляски до Калифорнии. Госсен указывал на скрещивание названного гибрида с *Picea engelmannii*. Этот тройной гибрид назван *Tsugo-Picea crassifolia*, а встречается он в Калифорнии и в Неваде. Межродовой гибрид *Tsugo-Picea hookeriana* несомненно является результатом интрогрессивной гибридизации. Госсен же указал на гибридизацию другого вида тсуги — *Tsuga chinensis* и *Ketcleeria evelyniana*, гибрид их распространен в одном горном районе Южного Китая. Мы видим, таким образом, что межродовая интрогрессивная гибридизация у хвойных наблюдается в настоящее время на разных континентах.

Тот факт, что она существует теперь, в четвертичное время, дает основание предполагать возможность ее существования и во время третичное, вероятно в неогене и не только в Скалистых горах, но и в других далеких областях, как например в Северной Азии или в Западной Европе, где тсуги, так же как и ели, были широко распространены. Нами уже была высказана мысль (Бобров, 1971) о возможности межродовой гибридизации видов *Picea* и *Tsuga* в третичное время, следствием чего было образование группы елей, составляющих секцию *Omorika*. Допуская гибридное участие тсуг в генезисе елей-оморик мы допустили и то, что в этой гибридизации могли участвовать разные тсуги, т. е. разные оморики могли возникнуть от гибридизации разных видов тсуг с разными же видами елей.

Мы вполне отдаем себе отчет в том, что соображения эти могут показаться просто спекулятивными. В них, однако, есть логика, и мы позволим себе их дополнить.

Обратим внимание на карту (рис. 2), на которой схематически показаны ареалы видов елей из секции *Omorika*. Мы видим, что эти ареалы расположены в пяти точках северных континентов. Нельзя не заметить также, что ареалы этих видов очень невелики: по длине они простираются на десятки, редко одну-четыре сотни километров, тогда как ареалы неко-

торых видов елей из типовой секции *Picea* протянуты поперек континентов на многие тысячи километров. Естественно, возникает в связи с этим вопрос — почему так малы ареалы всех видов *Picea* из секции *Omorika*? Ответ может быть только однозначным — эти виды угасают. Мы можем представить себе следующее. Вероятно, уже в неогене, когда началось ухудшение климатической обстановки, произошла в связи с какими-то палеогеографическими событиями интрогрессивная гибридизация каких-то елей и каких-то тсуг из секции *Hesperopeuce* в Южной Европе, в Южной Азии (Закавказье, Гималаи, Южный Китай) и Северной Америке. Мы можем представить себе, что ареалы сложившихся тогда гибридных популяций были немалыми (по Госсену, современный гибрид *Tsugo-Picea hookeriana* распространен от Аляски до Калифорнии на ты-

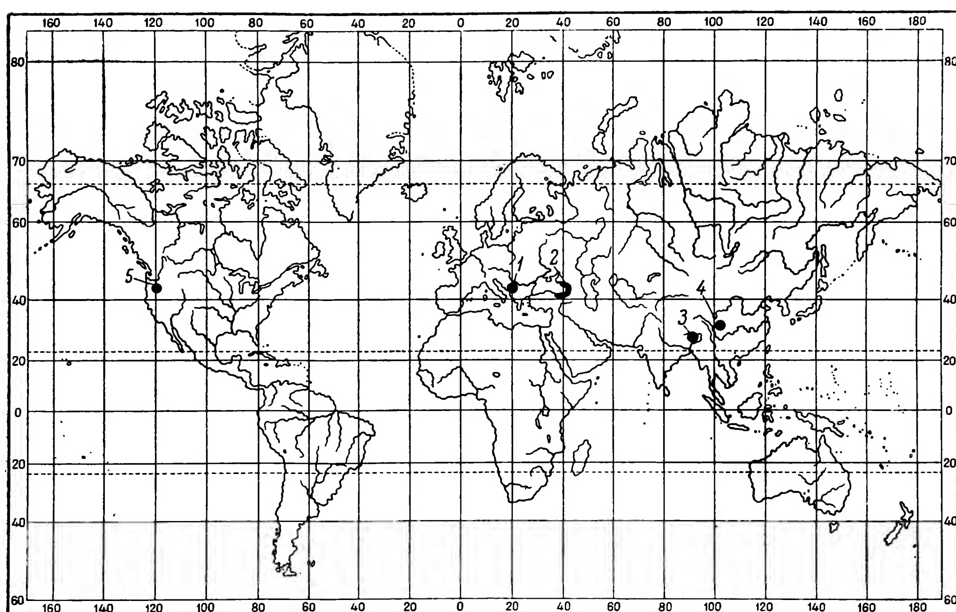


Рис. 2. Ареалы видов *Picea* из секции *Omorika* M. Willk.

1 — *P. omorika* (Panc.) Purkine; *2* — *P. orientalis* (L.) Link; *3* — *P. spinulosa* (Griff.) Henry; *4* — *P. brachystyla* (Franch.) E. Pritz.; *5* — *P. breweriana* S. Wats.

сячи километров). В связи с дальнейшими палеогеографическими событиями и ухудшением климатических условий вымерли предки-родители этих елей-оморик, ставших позднее видами-сиротами. Далее началось вытеснение и самих видов елей, оказавшихся слабыми. Их вытеснили более конкурентноспособные и сильные другие виды, сложившие другие формации, более приспособленные к новым условиям среды.

Современные ели-оморики суть истинные реликты. Они сложились в процессе межродовой интрогрессивной гибридизации, вероятно уже в неогене, а их угасание свидетельствует о том, что они, может быть, по их гибридному происхождению, оказались не очень жизнестойкими.

Изучение систематики рода *Larix* (Бобров, 1972) показало, что интрогрессивная гибридизация и в этом роде является нормой. В Евразии известно 5 довольно значительных территорий, населенных гибридными лиственницами, сложившимися в процессе гибридного смешения 5—6 пар родительских видов. Интрогрессия их может быть отнесена к плейстоцену или даже к голоцену. Есть основание полагать, что, кроме этих видов, существуют и другие лиственницы, вступившие в интрогрессию значительно раньше, еще в третичное время.

Обратимся прежде всего к польской лиственнице *L.×polonica*, имеющей ныне очень небольшой карпатско-трансильванский ареал (рис. 3).

Эта лиственница, по нашему мнению, сложилась в Средней Европе в процессе интрогрессивной гибридизации видов: европейского — *L. decidua* и сибирского — *L. sibirica*.

Напомним, что одним из доминантов растительности холодной плейстоценовой лесостепи, сложившейся в Средней Сибири и достигшей в ледниковое время Средней Европы, была *L. sibirica*. Заметим, что, кроме этой лиственницы, есть еще около 15 видов из других родов из сибирского комплекса, распространенных и ныне в Средней Европе как плейстоценовые реликты. Достигнув в ледниковое время Средней Европы, *L. sibirica* гибридно смешалась с распространенной здесь и западнее *L. decidua*. Ареал, занятый в плейстоцене их гибридом (*L.×polonica*), простирался,

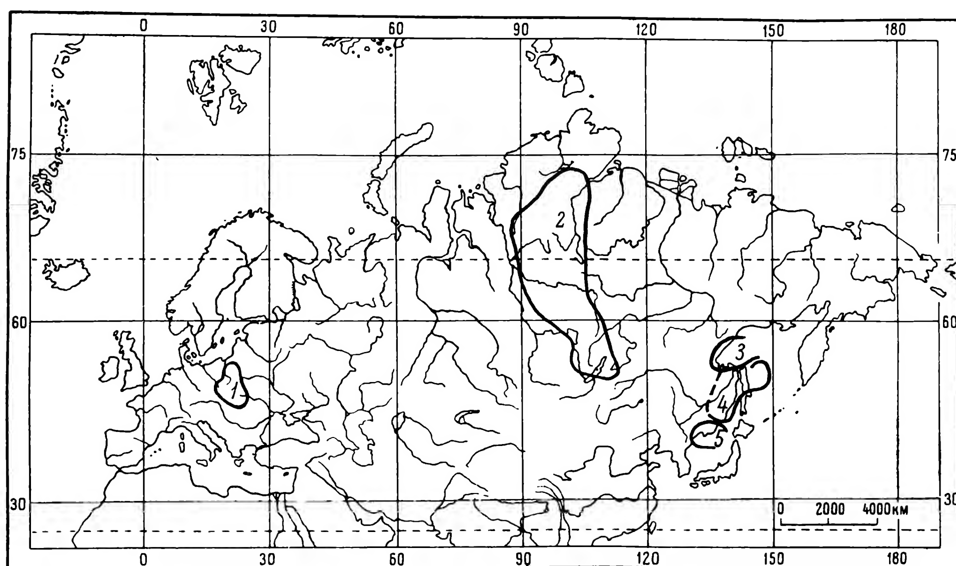


Рис. 3. Области интрогрессивной гибридизации видов *Larix*.

1 — *L.×polonica* Racib. ex Szaf. (*L. decidua×L. sibirica*); *2* — *L.×czekanovskii* Szaf. (*L. sibirica×L. gmelinii*); *3* — *L. cajanderi* Mayr×*L. kamtschatica* (Rupr.) Carr.; *4* — *L.×maritima* Sukacz. (*L. gmelinii×L. kamtschatica*); *5* — *L.×lubarskii* Sukacz. (*L. gmelinii×L. kamtschatica×L. olgensis*).

по-видимому, от Балтийского побережья до Дуная и от Судет до средней Белоруссии.

С атлантического времени в Европе началось вытеснение лиственничных лесов, что привело к сокращению ареала *L.× polonica* и к полному вытеснению *L. sibirica* из равнин Прибалтики и русского Северо-Запада. Крайние на западе местонахождения *L. sibirica* находятся теперь близ северной части Онежского озера. Как свидетельство о прошлом распространении *L. sibirica* в Польше, Литве и западной Белоруссии сохранились постройки из лиственницы, срубленные 400—500 лет назад, а в районе Гродно лиственница жила в естественных местообитаниях еще в половине XVIII в.

Очевидно, конечно, что и в горах Средней Европы протекал процесс поглощения гибридных популяций *L. decidua×L. sibirica* западноевропейским видом, хотя этот процесс и затушеван общим сокращением ареалов лиственниц в Европе. От вытесненных лиственничников из *L. sibirica* и от других элементов комплекса холодной плейстоценовой лесостепи на Карпатах и прилежащих равнинах осталось около 15 сибирских видов, ставших, как сказано, реликтами.

Здесь уместно заметить, что карпатско-трансильванскую лиственницу едва ли не на протяжении столетия среднеевропейские ботаники называли *L. sibirica*, с достаточным, на наш взгляд, для этого основанием.

Значительно бо́льшая территория в Средней Сибири заселена лиственницей, сложившейся в процессе интрогрессивной гибридизации видов: сибирского — *L. sibirica* и даурского — *L. gmelinii.* Один из таких гибридов был описан еще в 1913 г. как особый вид *L. czekanovskii*, почему этим названием и можно называть их гибриды. Следует заметить также, что и позднее гибриды так или иначе описывали еще несколько раз. Территория, на которой распространена *L.×czekanovskii*, простирается широкой, на сотни километров, полосой, от южного Таймыра до южного Забайкалья, в общем по водоразделу Енисея и Лены. Из-за расчлененности рельефа распространение гибридов здесь связано, по-видимому, с тем, что вечномерзлые и длительно мерзлые грунты заселены формами, более сходными с *L. gmelinii*, тогда как вне мерзлоты растут формы, близкие к *L. sibirica.* Мы еще в 1961 г. отметили вытеснение даурским видом гибридных популяций на юго-востоке указанной территории.

О гибридизации даурской лиственницы с сибирской было известно более полувека, а о том, что *L. gmelinii* вступает в интрогрессию с дальневосточными видами стало известно только теперь в связи с общим изучением рода.

Из приморских областей советского Дальнего Востока в 30-е и 40-е годы было описано несколько видов *Larix*, что отнюдь не внесло ясности в представление о местных лиственницах. В ранге самостоятельных видов описывались гибриды. Истинные же отношения видов и фактические их различия могли быть разъяснены при критическом исследовании всех материалов в свете палеогеографических данных. Нужно было принять во внимание тот факт, что Сахалин, бывший в олигоцене и миоцене полуостровом, в плиоцене был спаян с материком почти на всю свою длину. В плейстоцене же он был спаян так, что его нельзя было и рассматривать как полуостров. В это время на юге он был слит через Хоккайдо с южными островами Курильской гряды.

Современная *L. kamtschatica*, населяющая теперь Южные Курильские острова и Южный Сахалин, еще в начале плейстоцена была распространена на западе до долины Буреи. Процесс интрогрессии *L. gmelinii* и *L. kamtschatica*, начавшийся, вероятно, с плейстоценовым похолоданием, привел к тому, что приморский вид *L. kamtschatica* стал поглощаться и вытесняться материковой даурской лиственницей *L. gmelinii.* Опускание восточной окраины континента в голоцене только ускорило ход этого процесса.

Вытеснение это захватило современные Приморский край, юг Хабаровского края и северную половину Сахалина. На этой территории распространены гибриды *L. gmelinii×L. kamtschatica*, для которых можно выбрать по приоритету название *L.×maritima.* На юге Приморского края эти гибриды вступили в интрогрессию с *L. olgensis.* Таким образом, здесь на юге сложились популяции из *L. gmelinii×L. kamtschatica×*
×L. olgensis. Один из этих гибридов получил название *L. lubarskii.*

На севере же *L. kamtschatica* вступила в интрогрессию не с *L. gmelinii*, а с замещающей последнюю *L. cajanderi.* Гибриды *L.×cajanderi×*
×L. kamtschatica населяют склоны прибрежного хребта по Охотскому берегу близ Аяна и Шантарские острова.

Итак, на советском Дальнем Востоке есть 3 немалых территории, на которых идет интрогрессивная гибридизация лиственниц.

Совершенно естественно, конечно, что и здесь фактически происходит поглощение гибридов тем из видов-родителей, которому благоприятствует сложившаяся климатическая обстановка; в данном случае этим видом является *L. gmelinii.* С этим процессом связано вытеснение и смена лиственничников из *L. kamtschatica* лиственничниками из *L. gmelinii*, т. е. происходит смена формаций.

На севере лиственничники из *L. kamtschatica* вытесняются лиственничниками из *L. cajanderi*, а последняя поглощает камчатскую лиственницу. На крайнем юге Приморского края, в прилежащем Северо-Восточ-

ном Китае, а может быть, и на севере п-ова Корея, *L. olgensis* вытесняется гибридом даурской и камчатской лиственниц.

Мы видим, таким образом, немало сходного в проявлении интрогрессивной гибридизации в родах *Larix* и *Picea*.

Эти роды сходны даже и в том, что можно предположить (Бобров, 1972) у лиственниц гибридный генезис видов секции *Multiseriales* как результат интрогрессии видов рода *Pseudotsuga* с лиственницами секции *Pauciseriales*, т. е. типовой секции рода. Интрогрессия их видов могла произойти еще в миоцене, причем как в Старом, так и в Новом Свете, где одновременно были распространены разные виды *Larix* и разные виды *Pseudotsuga*. Ареалы современных южнокитайско-гималайских (*L. griffithiana, L. potaninii, L. mastersina*) и западноамериканских видов (*L. occidentalis, L. lyallii*) можно рассматривать как остаточные, равно как и формации лиственничных лесов, ими слагаемые (рис. 4).

Нельзя не обратить внимания на то, что ареалы указанных видов секции *Multiseriales*, как и всей этой секции, почти совпадают с таковыми видов *Picea* секции *Omorika*, почему можно предполагать, что образование тех и других видов *Picea* и *Larix* шло аналогично, в сходных условиях, и определялось, вероятно, одними и теми же физикогеографическими событиями. Можно полагать, что аналогичное формообразование имело место и в других родах, свойственных этим же регионам, и проявление его ботаники просто еще не заметили.

Обзор мнений о явлении интрогрессивной гибридизации и о значении этого явления для видообразования, а также изложение новых относящихся сюда фактов, как и некоторые соображения, дают основания для следующих выводов.

1. Интрогрессивная гибридизация (или гибридное смешение видов, что то же самое) есть явление, протекающее в природных условиях, на обширных пространствах, на протяжении тысячелетий, при «встречных» миграциях физиологически совместимых видов и при наличии свободных экологических ниш.

2. Условия для осуществления этого явления создаются палеогеографическими событиями: смещениями зон и поясов растительности, связанными, например, с событиями плейстоцена, изменением очертания береговой линии океанов и морей, явлениями орогенеза и т. д.

3. В интрогрессию вступают отнюдь не ближайшие родственные виды, а, напротив, виды, относящиеся к разным видовым рядам или к разным секциям рода.

4. Интрогрессивная гибридизация и связанное с ним формообразование обычно охватывают не отдельные пары видов, а многие виды определенной территории.

5. Сложившиеся в процессе интрогрессии гибридные формы, распространенные иногда на многие сотни и даже тысячи километров, обычно остаются недостаточно устойчивыми (их, между прочим, не следует называть интрогрессантами, как это иногда делают западноевропейские авторы).

6. Изменение климатической обстановки приводит к поглощению сложившихся гибридных форм тем из предков-родителей, для которого это изменение более благоприятно.

7. Поглощение одним видом-эдификатором его же гибридных популяций отражает вытеснение одной викарирующей формации другой формацией. Так, например, в Восточной Европе формация еловых лесов сибирского типа (эдификатор *P. obovata*) вытесняется формацией еловых лесов европейского типа (эдификатор *P. abies*). На Дальнем Востоке лиственничники из *Larix kamtschatica* вытесняются формацией лиственничников из *L. gmelinii* и т. д.

8. Интрогрессивная гибридизация, протекавшая в третичное время и приведшая к формообразованию, ныне отражаемому в классификации секционным уровнем (секции *Omorika* рода *Picea*, секция *Multiseriales*

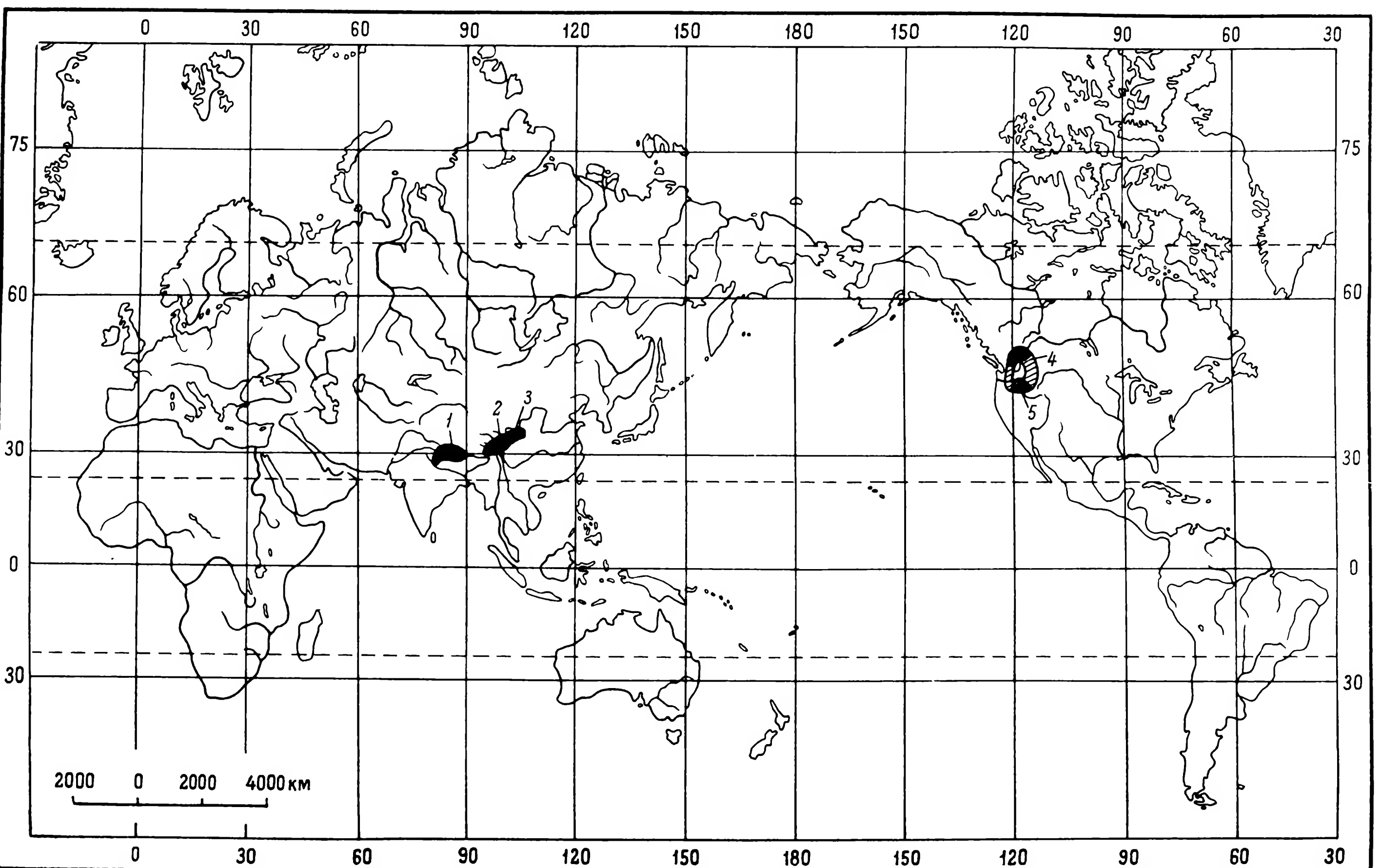


Рис. 4. Ареалы видов *Larix* из секции *Multiseriales* Patschke.

1 — *L. griffithiana* Hook. f. ex Lindl. et Gord.; *2* — *L. potaninii* Batal.; *3* — *L. mastersiana* Rehd. et Wils.; *4* — *L. occidentalis* Nutt.; *5* — *L. lyallii* Parl.

рода *Larix*), в сущности не создала новых устойчивых линий развития. Виды *Picea* и *Larix*, относящиеся к этим секциям, явно угасают.

9. Итак, интрогрессивная гибридизация в известных нам ее случаях, как и в указанных примерах, относящихся к родам *Picea* и *Larix*, отнюдь не открыла новых эволюционных перспектив.

10. Следует согласиться с мнением Стеббинса (1959) о том, что создание новых типов при гибридизации (мы полагаем, и при интрогрессии) может быть достигнуто только посредством изоляции или проявления в гибридном потомстве мутаций.

11. Явления гибридизации в природе очень многообразны, почему нельзя на основании только одного из них — интрогрессивной гибридизации — делать решительный вывод о его значении для эволюции.

ЛИТЕРАТУРА

Бобров Е. Г. (1944). Об особенности флоры эрратической области (один из путей формообразования). Сов. бот., 2. — Бобров Е. Г. (1961). Интрогрессивная гибридизация во флоре Байкальской Сибири. Бот. ж. 46, 3. — Бобров Е. Г. (Bobrov E. G.) (1963). Hybridation Introgressive dans la Flore de l'Europe orientale. Webbia, 18. — Бобров Е. Г. (1971). История и систематика рода *Picea*. Новости систематики высших растений, 7, 1970. — Бобров Е. Г. (1972). История и систематика рода *Larix*. Комаровские чтения, 25. — Гроссет Г. Э. (1958). Распространение рас *Cornus sanguinea* s. l. и история широколиственных лесов европейской части СССР. Бюлл. МОИП, 43, 4. — Жуковский П. М. (1970). Спонтанная и экспериментальная интрогрессия у растений, ее значение в эволюции и селекции. Бот. ж., 55, 3. — Попов М. Г. (1927). Географо-морфологический метод в систематике и гибридизационные процессы в природе. Тр. по прикл. бот., 17, 1. — Попов М. Г. (1928). Гибридизационные явления в природе и значение их для эволюции. Дневник Всесоюзного съезда ботаников в Ленинграде в январе 1928 г. — Синская Е. Н. (1948). Динамика вида. — Юзепчук С. В. (1925). К познанию ежевик Кавказа. Тр. по прикл. бот., 14, 3. — Anderson E. (1953). Introgressive hybridization. Biological reviews, 28, 3. — Anderson E. a. G. L. Jr. Stebbins. (1954). Hybridization as an evolutionary stimulus. «Evolution», 8, 4. — Gaussen H. (1966). Les Gymnosperms actuelles et fossiles. — Stebbins G. L. Jr. (1959). Role of hybridization in Evolution. Proc. Amer. Phil. Soc., 103, 2. — Wright J. W. (1955). Species crossability in spruce in relation to distribution and taxonomy. Forest science, 1 (4).

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 14 I 1972).

SUMMARY

Introgressive hybridization is phenomenon, which takes place in natural conditions, on vast territories, during thousands of years and connected with paleogeographic events. The introgressive hybridization usually involves not only certain pairs of species in a definite region, but many species. Species, pertaining to different specific rows or different sections of genus enter into the introgression.

Hybrid forms, having arisen in the process of introgression are of low stability. Change of climatic conditions leads to absorption of hybrid by those ancester-parents, for which this change is most favourable. The absorption by one species edificator of his own hybrid populations reflects the displacement of one vicaring formation by another. The introgressive hybridization, which has been occurring during the tertiary time and has lead to peciation, nowadays presented in classification by sectional level (*Picea* sect. *Omorika*, *Larix* sect. *Multiseriales*), has not created new stable lines of development.

Introgressive hybridization in cases known, as well as in examples of *Picea* and *Larix* has not opened and is not opening new evolutional perspectives.

УДК 581.111.2 (212.7)

В. М. Свешникова

О ПОГЛОЩЕНИИ ВОДЯНЫХ ПАРОВ НАДЗЕМНЫМИ ЧАСТЯМИ РАСТЕНИЙ ПУСТЫНИ КАРАКУМЫ

V. M. SVESHNIKOVA. ON THE ABSORPTION OF WATER VAPOUR BY THE OVERGROUND PARTS OF THE KARAKUM DESERT PLANTS

В экстрааридной обстановке пустыни Каракумы выяснялась способность к абсорбции водяных паров атмосферы надземными частями растений. Были проведены опыты по изучению поглощения водяных паров 13 видами аборигенных растений в разное время сезона вегетации и при различном уровне температур. Проведенные измерения показали, что ряд господствующих видов обнаруживает способность к поглощению парообразной влаги.

По поводу экологического значения росы, а также абсорбции водяных паров атмосферы различными частями растений еще не сложилось единого мнения, хотя многими авторами получены положительные данные (Gessner, 1956; Slatyer, 1960). С накоплением фактов признание эффективного действия росы или парообразной влаги, снижающих напряженность водного дефицита тканей растений, становится более широким (Stone, 1963; Waadia a. Waisel, 1963, и др.). Так М. Г. Штёльфельт (Stälfelt, 1944), Л. Штейбунг (Steubung, 1955[1]) и др. считают, что листья могут абсорбировать парообразную атмосферную влагу в достаточном количестве и тем самым уменьшать водное напряжение (water stress). С помощью H_2O^{18} Б. Б. Вартапетяном и А. Л. Курсановым (1961) установлена легкая обмениваемость воды клеток стебля, корня и листа с водяными парами атмосферы; Г. В. Лебедевым (1969) показана возможность восприятия воды листьями растений при импульсном дождевании. К настоящему времени опубликовано более 120 работ, посвященных значению росы и водяных паров для растений.

Совершенно справедливо И. Ваадиа и Н. Вайсель (Waadia a. Waisel, 1963) указывают на то, что помимо обычного передвижения воды (почва — растение — атмосфера) необходимо рассматривать другой аспект водного режима растений — поток влаги из атмосферы в растения. Теоретически листья растений могут абсорбировать воду, когда давление паров воздуха выше давления паров в тканях. Это может происходить ночью, когда температура растений падает и роса образуется на поверхности растений. Градиент потока может быть обратным при изотермальных условиях, когда сосущая сила тканей очень высока. И. Ваадиа и Н. Вайсель (1963) экспериментально доказана абсорбция паров при такой ситуации в ткани листа через устьица или кутикулу.

Как показали эти авторы, в аридной природной обстановке Израиля поглощение росы и водяных паров заметно выражено, и хотя процесс передвижения происходит замедленно, поглощенная вода способствует перенесению растениями чрезвычайной сухости и высоких температур. По мнению J. Waisel (1958), для растений, регулярно подвергающихся крайней летней засухе и испытывающих временный дефицит насыщения,

---

[1] По Стоун (Stone, 1963).

обнаруженная величина абсорбции, хотя и представляет малую долю в общем дневном бюджете воды, тем не менее является жизненно важной для растений, улучшая их водный баланс.

Экспериментальные исследования (Stälfelt, 1944; Went, 1953; Haines, 1953; Свешникова, 1956; Duvdevani, 1957; Stone, 1957, 1963; Waisel, 1958; Waadia a. Waisel, 1963) показали несомненную способность многих видов растений абсорбировать воду из влажного воздуха с помощью тургора.

Представлялось интересным выяснить, проявляется ли способность к абсорбции водяных паров атмосферы у растений, обитающих в Каракумах, где аридность достигает крайней степени. Предпосылкой для суждения о возможности поглощения водяных паров растениями могут служить фундаментальные исследования Б. А. Орлова (1928), М. П. Петрова (1941), Э. Н. Благовещенского (1954). Ими доказано большое значение процессов конденсации влаги в разных слоях почвы в различные сезоны года, а также регулярное увеличение запасов влаги и резкое их колебание в верхних слоях в летнее время за счет конденсации в них атмосферных паров. По аналогии с указанными явлениями, можно было предположить возможность конденсации водяных паров атмосферы на поверхности листьев растений.

Объектами исследования были избраны 12 видов аборигенных растений, широко распространенных в Каракумах, и один интродуцированный вид — *Tamarix ramosissima*, на поверхности которого в ночное время очень часто обнаруживается обильное выпадение росы. Способ определения поглощения водяных паров из атмосферы описан в нашей работе (Свешникова, 1956). В течение 1964—1967 гг. наблюдения проводились в весенне-летнее (15 IV—15 VI) и летне-осеннее время (15 IX—15 X). Среднемесячные температуры и количество осадков в Репетеке (район наших исследований в Каракумах), по многолетним данным Э. Н. Благовещенского (1967), были в среднем таковы:

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	За год
t°	+0.8	4.0	10.4	17.6	24.5	29.4	32.3	30.3	23.5	15.7	8.4	2.7	16.6
Осадки в мм	18	15	25	20	8	1	1	0	0	4	8	12	112

Материалы измерений (за IV, V, VI, IX 1967 и 1969 гг.) относительной влажности воздуха в различные часы суток, в разные отрезки сезона вегетации, показывают, что в течение 22 дней (табл. 1) наблюдений только в 7 случаях в 7 утра влажность воздуха была низкой (36—57%). В остальные дни в этот же час влажность колебалась главным образом от 71 до 95%.

В ночные часы относительная влажность воздуха (табл. 2) была наиболее высокой (88—93%), обычно повышение ее начинается в промежуток времени между 22 и 2 часами и продолжается до 6—7 утра. Понижение влажности происходит в основном между 6 и 12 или 6 и 9 часами, когда влажность падает от 93 до 39%. К сожалению, не представлялось возможным провести более детальные наблюдения для установления времени наиболее высокого уровня относительной влажности. Тем не менее приведенные данные убеждают в том, что в ночное время относительная влажность воздуха высока.

Р. Слейтер (1964) в своих экспериментах наблюдал поглощение растениями влаги из атмосферы как насыщенной, так и ненасыщенной водяным паром. В последнем случае влага может поглощаться, если имеется благоприятный для этого градиент диффузного давления. В пустынных районах возможно возникновение градиентов диффузного давления, способствующих отрицательному переносу, и влага начинает двигаться в направлении этих градиентов из атмосферы в растение, а, возможно, через растение и в почву.

Исследования Л. Н. Бабушкина (1960) показали, что при относительной влажности воздуха, равной 93—100%, явление поглощения паров

ТАБЛИЦА 1

Относительная влажность воздуха в утренние часы (7 часов) по данным 1967 г. (в %)

Дата	На высоте 10 см	20 см	200 см	Дата	На высоте 10 см	20 см	200 см
5 IV	70	70	73	30 V	42	46	46
8 IV	92	92	95	5 VI	61	56	57
13 IV	82	85	87	8 VI	87	78	80
19 IV	87	87	87	7 IX	58	51	50
25 IV	72	72	72	11 IX	48	48	48
7 V	88	85	85	16 IX	81	77	67
13 V	62	62	61	19 IX	39	38	38
17 V	69	91	78	21 IX	91	91	85
22 V	92	90	90	23 IX	51	45	45
26 V	88	82	71	24 IX	35	33	36
27 V	81	79	78	26 IX	71	68	72

можно наблюдать очень часто. Этот же автор (1963) наблюдал, что в течение суток максимальное поглощение паров имеет место в 22 и 3 часа. Поскольку в ночное время относительная влажность воздуха обычно высокая, то именно в это время растения могут пополнять запас воды из атмосферы благодаря процессу поглощения паров листьями. Приведенные нами величины относительной влажности воздуха и время, в течение которого наблюдаются их высокие значения, примерно того же порядка, что и в наблюдениях Бабушкина.

Для измерения абсорбции нами были использованы только что срезанные побеги растений и побеги, потерявшие некоторую часть своего водного запаса. Опыты проводились в эксикаторах, где создавалось полное насыщение водяными парами, в условиях различных температур (0—8°, 15—18°, 22—27°, 30—33°) и различной длительности экспонирования. Результаты приведены в табл. 3, 4, 5.

Как видно из табл. 3, при одинаковых условиях опыта у разных видов поглощение бывает неодинаково. Это согласуется с данными ряда исследователей (Marloth, 1926; Krause, 1935; Stälfelt, 1944; Jones, 1954; Waisel, 1958), указывающих, в частности, на то, что ксероморфные виды поглощают воды меньше, чем мезофиты, так как с их толстой кутикулой и характерной структурой листа они менее приспособлены, чем мезофиты, к быстрой абсорбции паров ночью.

Исследованные нами виды разделяются на две группы: бóльшая (10 видов), обнаруживающая способность к поглощению и достаточно резко дифференцирующаяся по количеству поглощенных паров и степени постоянства процесса поглощения; меньшая (3 вида) не проявляет способности к абсорбции водяных паров и продолжает терять воду в условиях атмосферы, насыщенной парами, что свидетельствует о том, что транспирация идет быстрее поглощения.

Особенно интенсивно (12.5% от исходного веса) водяные пары абсорбируются листьями *Tamarix ramosissima.* Величина поглощения у *Haloxylon aphyllum* составляет 4.0%. *Haloxylon persicum*, *Ammodendron conollyi*, *Calligonum caput medusae*, *Convolvulus korolkovii* абсорбируют от 3.0 до 4.0%. Наименьшая величина поглощения, от 2.0 до 2.5%, найдена у *Salsola richteri, Heliotropium arguzioides, Horaninovia ulicina.* Не обнаружено поглощение водяных паров побегами *Salsola subaphylla*, *Kochia schrenkiana*, *Ephedra strobilacea.*

Как указывалось выше, ряд авторов считает, что физическое состояние конденсирующей поверхности листа имеет большое значение для образования росы или проникновения парообразной влаги (Stone, 1963). Очевидно, и анатомическое строение листьев растений определяет воз-

ТАБЛИЦА 2

Относительная влажность воздуха в разные часы суток (в %)

1967 г. Дата и время суток	На высоте 20 см	На высоте 200 см
25—26 V		
22	71	66
2	83	79
6	82	71
12	39	36
28—29 V		
6	74	60
8	59	58
12	28	29
12	58	58
2	55	52
4	60	50
2—3 VI		
22	65	62
24	72	85
2	83	82
4	87	87
6	92	93
12	43	43
11 IX		
7	48	48
9	31	32
12	31	31
18	27	28
16 IX		
7	77	67
12	28	30
21 IX		
7	91	85
12	43	43
22	52	52
2	65	65
4	88	88
29 IX		
7	73	73
9	52	54
12	26	26

1969 г. Дата и время суток	На высоте 50 см	На высоте 200 см
24 IV		
24	60	58
1	73	69
3	71	73
5	78	71
7	74	71
9	47	44
11	33	32
13	18	20
28 IV		
24	40	42
2	67	64
4	74	70
29 VI		
22	18	16
24	23	24
22	60	56
2	73	73
6	82	88
9	44	48
2 VII		
20	9	10
23	24	22
1	22	19
3	17	20
5	30	29
7	35	34

можность возникновения этого процесса. В этом аспекте и следует проанализировать исследованные нами виды растений. Многие из них относятся к галофитным ксерофитам (*Haloxylon aphyllum*, *H. persicum*, *Salsola richteri*, *S. subaphylla*). О последних еще О. Штокер (Stocker, 1929) писал, что по существу они характеризуются мезофильным строением, так как у них отсутствуют признаки, типичные для ксерофитов (толстые стенки клеток, мелкоклетность, большое количество склеренхимы, сильно развитая проводящая система).

У псаммофитов Каракумов, по мнению О. Н. Радкевич (1934), ксероморфные признаки эпидермальной ткани большей частью отсутствуют, кутикула не утолщена, устьица не погружены, опушение не обязательно, склероморфность для них не характерна. В. М. Арциховский (1935б) отмечает интересные черты в анатомии саксаулов: развитие слоя очень тонкостенных клеток между эпидермисом и ассимиляционной тканью (видимо, это водозапасающая ткань), содержание большого количества друз кальциевой соли в клетках ассимиляционной ткани, особое устройство замыкающих клеток, дающих возможность быстро реагировать на незначительные изменения в потере и поступлении воды. О. Н. Рад-

ТАБЛИЦА 3

Поглощение водяных паров из воздуха надземными частями растений в Каракумах (в процентах от исходного сырого веса, за 3 часа экспозиции)

Вид	Общее число определений	Из них со знаком минус (в %)	Величина поглощения			Амплитуды
			средняя	максимальная	минимальная	
Haloxylon aphyllum	360	10	4.0	10.4	0.4	10.0
H. persicum	420	13	2.9	7.2	0.4	6.8
Salsola richteri	340	30	2.3	5.4	0.4	5.0
Ammodendron conollyi	165	50	3.4	5.8	0.7	5.1
Calligonum caput medusae	140	52	3.8	5.5	1.1	4.4
Salsola subaphylla	60	100	—	—	—	—
Ephedra strobilacea	60	100	—	—	—	—
Smirnovia turkestana	85	90	1.3	—	—	—
Convolvulus korolkovii	80	22	3.7	7.2	0.5	6.7
Heliotropium arguzioides	125	49	2.4	5.3	0.6	4.7
Horaninovia ulicina	180	38	2.5	5.8	0.4	5.4
Kochia schrenkiana	45	100	—	—	—	—
Tamarix ramosissima	80	0	12.5	20.7	2.4	18.3

кевич (1934) и В. К. Василевская (1965) отмечают у саксаулов утолщение оболочек клеток эпидермиса и хорошо развитый крупноклеточный слой водозапасающей паренхимы. Указанные особенности анатомической структуры этих растений способствуют, как нам кажется, тому, что по интенсивности поглощения атмосферных паров оба вида саксаула отличаются как наиболее высоким уровнем поглощения атмосферной влаги, так и наибольшим постоянством этого процесса. К этой же группе растений близко примыкает *Calligonum caput medusae*, имеющая большое сходство с саксаулом в анатомическом строении ассимиляционных побегов (Радкевич и Василевская, 1933). Однако значительное количество дубильных веществ в периферийном слое субэпидермальных клеток, очевидно, не всегда способствует поглощению паров.

Ярко выражено склероморфное строение листьев у *Ammodendron conollyi* и побегов у *Horaninovia ulicina*. Листья *Heliotropium arguzioides* отличаются большим скоплением цистолитов в эпидермисе. Отчетливо выражен ксероморфный характер анатомического строения побегов *Ephedra strobilacea* — развитая кутикула, погруженные в субэпидермальный слой устьица, восковой налет, заходящий даже в устьичные ямки, одеревенение оболочек устьичных щелей.

Интересно обратить внимание (табл. 3) на неодинаковую степень постоянства процесса поглощения у разных видов. Так, для *Tamarix ramosissima* исключены случаи, когда абсорбция не имеет места; у *Haloxylon aphyllum* и *H. persicum* только в 10% от общего числа осуществленных измерений поглощения не наблюдалось. Для *Convolvulus korolkovii*, *Salsola richteri*, *Horaninovia ulicina* число отрицательных случаев составляет 22—38% и 50—52% у *Ammodendron conollyi*, *Calligonum caput medusae*, *Heliotropium arguzioides*.

Ярко выраженное склероморфное строение листьев *Ammodendron conollyi* и побегов *Horaninovia ulicina*, наличие цистолитов у *Heliotropium arguzioides* и большое количество дубильного вещества в побегах *Calligonum caput medusae*, по-видимому, не всегда способствуют поглощению водяных паров, и этим объясняется непостоянство проявления процесса поглощения. Особенно резко выраженные черты ксероморфного строения *Ephedra strobilacea* определяют неспособность этого растения к абсорбции водных паров.

Для того чтобы представить себе порядок найденных величин поглощения, сопоставим данные, полученные в различных аридных районах:

Памир, (Свешникова, 1956), израильские пустыни (Waisel, 1958) и только что приведенные данные для Каракумов (табл. 3). Сравнение показало близкий уровень величины поглощения водяных паров для господствующих растений высокогорных пустынь Памира (*Eurotia ceratoides*, *Artemisia rhodantha*) и господствующих видов Каракумов (*Haloxylon aphyllum*, *H. persicum*).[1] В опытах Вайзель (Waisel, 1958), проведенных в природной обстановке на неотрезанных побегах, степень абсорбции (росы или атмосферных паров — автор точно не указывает) значительно выше (особенно у видов *Salsola*), чем величина абсорбции, обнаруженной нами; однако для саксаулов величина поглощения была примерно такого же уровня, что и в пустынях Израиля. Интересно, что у *Kochia schrenkiana* в Каракумах и *K. indica* в пустынях Израиля поглощение водяных паров не наблюдается.

Здесь интересно привести также данные косвенных доказательств поглощения водяных паров или росы листьями растений. Так, в ряде работ (Hiltner, 1930; Zamfirescu, 1931;[2] Duvdevani, 1957) указывается на повышение урожая при наличии росы. Об увеличении размеров сеянцев ряда хвойных пород в 2—2.5 раза по сравнению с контролем при выращивании их с обрызгиванием водой свидетельствуют опыты Stone a. Fowells (1955); E. Stone (1957). В работе Вайзель (1958) приводятся данные об увеличении содержания воды в листьях, при экспонировании растений на росе, на 10—11% у *Olea europaea*, *Pistacia lentiscus* и *Pinus halepensis*, у других исследованных видов на 6—9%.

Интенсивность поглощения паров воды сельскохозяйственными растениями составляет 0. 55—2.76 г/дм^2 в час после экспозиции растений во влажных камерах (Бабушкин, 1960, 1963). Наконец, Г. В. Лебедев (1969) обнаружил поглощение воды при частом нанесении ее на поверхность растений (импульсное дождевание) у чая, бобов и др.

Представлялось важным выяснить, с какой скоростью происходит в Каракумах поглощение водяных паров поверхностью растений. Для этого в наших опытах использовались экспозиции различной длительности, в 3, 6 и 24 часа. Выяснилось, что большинство изученных видов наиболее интенсивно поглощают водяные пары из атмосферы в продолжение первых трех часов. В последующее время заметно лишь незначительное прибавление в весе проб. Исключение представляет *Tamarix ramosissima*, у которого после 3-часовой экспозиции абсорбция паров продолжается.

То обстоятельство, что в основном процесс поглощения осуществляется главным образом в течение трех часов, является, как нам кажется, доказательством реальности этого процесса, так как в природной обстановке в ночные и предутренние часы примерно на протяжении этого времени в воздухе как раз и отмечается повышенное содержание водяных паров.

Собранный нами материал (табл. 4) позволяет высказать некоторые соображения о воздействии температуры окружающей среды на интенсивность процесса поглощения водяных паров. Шкала температур, в пределах которой проводились измерения величины поглощения, заключалась между 33 и 0°; основные зоны температур, при которых протекали опыты, 33—30°, 27—22°, 18—15°, 8—0°. Выяснилось, что при высокой температуре, 33—30°, абсорбция водяных паров растениями не происходит. При 27—22° (что чаще всего соответствует летним ночным температурам) отмечается наибольшая интенсивность поглощения. Абсорбция заметно понижается при 18—15° у обоих видов саксаула, у *Calligonum caput medusae* и *Horaninovia ulicina*, тогда как у *Ammodendron conollyi* и отчасти у *Salsola richteri* интенсивность поглощения еще более увеличивается. Наконец, при пониженных температурах (от 8 до 0°), заданных в опыте, у всех исследуемых видов резко уменьшается интенсивность поглощения.

---

[1] Для таких вариантов опыта, когда побеги растения находились в подвешенном состоянии в эксикаторах, насыщенных водяными парами.

[2] По Стоун (1963).

ТАБЛИЦА 4

Влияние температуры на величину поглощения водяных паров надземными частями растения
(в процентах от исходного сырого веса пробы)

Вид	33—30°, весна, лето, осень	27—22°, весна, лето	27—25°, осень	от 8 до 0°, весна, лето	18—15°, осень
Haloxylon aphyllum	—3.0	4.7	3.3	0.2	1.4
H. persicum	3.1	2.5	5.0	0.3	1.6
Ammodendron conollyi	—2.9	—2.4	1.3	1.0	3.1
Salsola richteri	—2.2	1.8	2.7	0.5	2.5
Horaninovia ulicina	—5.6	2.8	2.9	0.9	1.5
Calligonum caput medusae . .	—5.3	4.0	3.1	2.5	—

При температуре 27—25° в осеннее время, когда содержание воды в листьях и побегах становится значительно более низким по сравнению с летом и тем более весной, количество абсорбированных паров возрастает.

В ходе исследования, естественно, возник вопрос и о том, какое влияние оказывает некоторое обезвоживание побегов на величину поглощения паров воды (табл. 5), поскольку на протяжении всего вегетационного периода запас воды в побегах уменьшается.

Как указывалось выше, при взятии проб одна часть их сразу помещалась для насыщения в эксикатор, другая — на 3 часа выкладывалась

ТАБЛИЦА 5

Влияние изменения водного запаса в побегах растений на их способность к поглощению водяных паров (в процентах от исходного сырого веса)

Название растений	Величина поглощения у побегов: А с естественным содержанием воды	Величина поглощения у побегов: Б при потере воды в течение 3 часов и последующего насыщения в продолжение 3 часов	Увеличение поглощения в варианте Б по сравнению с вариантом А (в процентах) от исходного сырого веса
Haloxylon aphyllum,	2.7	3.9	144
15—25 IV,	2.6	4.3	165
t° во время опыта	3.3	4.6	139
20—23°	7.7	8.6	111
	2.7	4.0	148
Haloxylon aphyllum,			
15 IX—5 X,	2.4	2.9	120
t° 27—22°,	2.9	3.4	117
t° 17°	0.4	1.3	322
Haloxylon persicum,			
15 IV—1 VI,	2.4	4.1	170
t° 22—25°	2.0	2.6	130
	2.4	3.4	141
	1.0	1.9	190
Haloxylon persicum			
20 IX—8 X,	3.8	6.0	158
t° 25—28°,	4.7	5.7	121
t° 15°	1.2	2.2	183
Salsola richteri,			
20—30 VI,	1.7	6.6	390
t° 20—25°,	1.6	5.9	370
15 IX—5 X,	1.9	6.4	336
t° 27—25°,	4.0	4.9	122
t° 27—25°	1.6	2.6	162
t° 18°	0.6	0.7	116

на столе в лаборатории при температуре от 20 до 24°. За это время завядания побегов не наблюдалось, а потеря воды от исходного веса составляла у *Haloxylon aphyllum* 6.6%; у *H. persicum* и *Salsola richteri* 4.0—4.6%. После этого побеги растений помещались на 3 часа для насыщения в эксикатор. Абсорбция паров воды побегами растений после некоторой потери имевшегося запаса воды заметно возрастает: у *Haloxylon aphyllum* на 110—165% весной и 120—320% осенью; у *Haloxylon aphyllum* соответственно 130—190% и 120—180%. Наиболее сильно в результате такой потери воды увеличивается поглощение паров воды у *Salsola richteri* (340—395% весной и 115—160% осенью).

Заключение

Судя по литературным данным, явление поглощения паров воды листьями растений достаточно широко распространено. Оно повышает оводненность тканей (Waisel, 1958), снижает water-stress (Slatyer, 1960), вызывает снижение транспирации (Jones, 1964), более раннее закрытие устьиц (Jones, 1954); А. Бризл (A. Breazeale, 1950, по Gessner, 1956) сообщает о передвижении в корнях воды, поглощенной листьями из водяных паров воздуха. Несомненно, что все эти явления могут способствовать возрастанию устойчивости растений к засухе и, следовательно, играют положительную роль в водном балансе растений.

Для растений экстрааридных условий, таких как Каракумы, представлялось интересным выявить их способность к потенциальной отзывчивости к поглощению росы и водяных паров. О. Н. Радкевич (1934), изучая анатомию псаммофитов Каракумов, отметила, что в этой пустыне не встречаются растения, всасывающие атмосферную влагу.

Проведенные нами измерения показали, что целый ряд господствующих видов Каракумов обнаруживает способность к поглощению парообразной влаги воздуха. Размер абсорбции воды для разных видов неодинаков. Наибольшее постоянство этого процесса и наиболее высокая степень поглощения характерны для наиболее распространенных видов пустыни (саксаулы).

Исследуя вопрос поглощения с различных сторон, — интенсивность поглощения, влияние на нее температур воздуха, обезвоживания побегов, продолжительности экспозиции, — а также привлекая результаты анатомических исследований и измерений относительной влажности воздуха в природе и конденсации водяных паров почвой, мы получили, как нам кажется, достаточно веские доказательства наличия этого явления. Повидимому, способность некоторых видов растений, обитающих в Каракумах, к поглощению водяных паров атмосферы их надземными частями может рассматриваться как одно из приспособлений к почвенной и атмосферной засухе. Наше исследование и изложенные нами факты мы рассматриваем как начальную стадию в изучении процесса поглощения водяных паров пустынными растениями. Пока мы смогли установить реальность существования этого процесса для ряда видов. В дальнейших исследованиях необходимо получить количественную оценку этого явления в водном балансе растений.

ЛИТЕРАТУРА

Арциховский В. М. (1933а). Физиология репетекских псаммофитов. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., сер. I, 1. — Арциховский В. М. (1933б). Дополнительные сведения к анатомии саксаулов. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., сер. I, 1. — Бабушкин Л. Н. (1960). Явления поглощения паров воды листьями помидоров и картофеля. ДАН, 134, 6. — Бабушкин Л. Н. (1963). О физиологическом значении процесса поглощения паров воды листьями растений. ДАН, 155, 5. — Благовещенский Э. Н. (1954). О конденсационной влаге в почвах пустынь. В сб.: Пустыни СССР и их освоение. — Благовещенский Э. Н. (1967). Сухие саванны северо-западной Индии. Проблемы освоения пустынь, 1. — Вартапетян Б. Б. и А. Л. Курсанов. (1961). Обмен воды тканей растений с жидкой и парообразной водой наружной среды. Физиол. раст., 8, 5. — Ва-

силевская В. К. (1965). Структурное приспособление растений жарких и холодных пустынь Средней Азии и Казахстана. Пробл. совр. бот., II. — Лебедев Г. В. (1969). Импульсное дождевание и водный обмен растений. — Орлов Б. А. (1928). К изучению экологических условий юго-восточной части Закаспийской области. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 4. — Петров М. П. (1941). Водный режим барханных песков и термические условия конденсации в Каракумах. ИАН СССР, сер. геогр. и геофиз., 2. — Радкевич О. Н. (1934). Материалы по анатомии псаммофитов пустыни Каракумы. В сб.: Хозяйственное освоение пустынь Средней Азии и Казахстана. — Радкевич О. Н. и В. К. Василевская. (1933). Анатомическое строение побегов первого года у древесных форм песчаной пустыни Каракумы. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., сер. I, 1. — Свешникова В. М. (1956). К изучению водного режима растений Восточного Памира. Бот. ж., 41, 8. — Слейтер Р. (1964). Доступность влаги для растений. В сб.: Климатология и микроклиматология. — Duvdevani S. (1957). Dew research for arid agriculture. Discovery, 18, 8. — Gessner F. (1956). Die Wasseraufnahme durch Blätter und Samen. Handb. d. Pflanzphysiology. Ryhland., 3, 3. — Haines F. M. (1953). The absorption of water by leaves in fogged Air. J. of Exper. Bot. 4, 11. — Hiltner E. (1930). Der Tau und seine Bedeutung für den Pflanzenbau. Wiss. Arch. Landwirt. Abt. A. — Jones B. E. (1954). Absorption and loss of water by tomato leaves in saturated atmosphere. Soil Sci., 78 : 183—187. — Krause M. H. (1935). Beiträge zur Kenntnis der Wasseraufnahme durch oberirdische organe. Ber. Deutsch. Bot. Gesell., 44. — Marloth K. (1926). Weitere Beobachtungen über die Wasseraufnahme der Pflanzen durch oberirdische Pflanzenorgane. Ber. Deutsch. Bot. Gesel., 44. — Slatyer R. O. (1960). Absorption of water by plants. Botanical Review, 26, 3—4. — Stälfelt M. G. (1944). Graneus Vatterförbrukning. Kunge Lantbruksacad. tidskrift, 83 : 1—83. — Stocker O. (1929). Das Wasserdefizit von Gefässpflanzen in verschiedenen Klimazonen. Planta, 7, 2/3. — Stone E. C. (1957). Dew as ecological factor. Ecology, 38 — Stone E. C. (1963). The ecological importance of dew. The Quarter. Rev. of Biol., March 1963, 38, 4. — Stone E. C., H. A. Fowells. (1955). Survival value of dew as determined under laboratory conditions with *Pinus ponderose*. Forest Science, I. — Waadia S. a. J. Waisel. (1963). Water absorption by the Aerial Organs of Plants. Physiologia plantarum, 16. — Waisel J. (1958). Dew absorption by plants of desert Zones. Bull. of the Research Council of Israel. Sec. D. Botany, 6d, 3—4. — Walter H. (1964). Die Vegetation der Erde in öko-physiologischer Betrachtung. I. — Went F. W. (1953). Effect of rain and temperature on plant distribution in the desert. Desert Resaerch Intern. Simposium. Ierusalem.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 26 X 1970).

SUMMARY

The purpose of the present study has been the statement of the possibility of absorption of atmospheric water vapour by leaves or shoots of the Kara-Kum desert plants, which suffer extreme arid conditions.

Several authors have proved the substantial significance of processes of water vapour condensation in different layers of the soil profile for the aquatic balance of Kara-Kum soils. Carrying out the study of the Kara-Kum plants water regime we supposed that the uptake of vaporous water can play a significant positive part in their water balance.

Experiments for studying the absorption of water vapour by 13 species of aborigenal widespread plants at different periods of vegetational season and at different temperature have been carried out. The majority of species proved to be capable of absorbing vaporous water from the atmosphere, but species are clearly differentiated according to the quantity of vapour absorbed and the degree of the absorption process constancy.

УДК 581.8 : 582.734.3 : 581.44

Н. В. Шилова и В. К. Василевская

АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ РАСТУЩЕГО ПОБЕГА И ПОЧКИ *CRATAEGUS ALTAICA* LANGE

С 10 рисунками

N. V. SHILOVA AND V. K. VASSILEVSKAYA. ANATOMICAL STRUCTURE OF GROWING SHOOT AND BUD OF *CRATAEGUS ALTAICA* LANGE

Анатомическое строение верхушки растущего побега и почки *Crataegus altaica* изучалось на серийных поперечных и продольных срезах. Выявлена специфика роста побега в разные фазы его жизни. В растущем побеге возникновение листовых зачатков сопровождается разрастанием междоузлий и быстрым формированием в стебле кольцевой структуры. Почка состоит из ряда сближенных узлов; прокамбиальные и проводящие пучки в ее оси располагаются в 3—4 круга и кольцевое строение возникает у основания. Кора формируется в основном тангентальными делениями под протодермой, сердцевина увеличивается за счет деления производных сердцевинной меристемы и клеток внутренней зоны образовательного кольца. В строении оси почки видов боярышника есть признаки, сходные с признаками строения стебля однодольных. Они объясняются процессом их роста — делением и разрастанием клеток преимущественно по тангенсу.

Основные закономерности дифференциации тканей древесных растений были установлены при изучении растущего побега в процессе открытого роста.

В почке побег следующего года бывает в значительной степени сформирован. Растения с зимующими почками встречаются почти во всех зонах, а между тем особенности анатомического строения почек древесных растений в процессе их формирования еще мало изучены.

Ареалы многих видов рода *Crataegus* L. сосредоточены в пределах таежной зоны и зоны летнезеленых лесов. У видов этого рода, как и у многих других древесных (Albert, 1894; Артюшенко и Соколов, 1955; Серебряков, 1961, 1964), растущих в этих условиях, в почке заложены все или почти все элементы побега следующего года; зачаточные органы почки достигают значительной дифференциации (Шилова, 1969). Это должно повлечь за собой дифференциацию тканей и в ее стебле. Мы полагали, что сопоставление верхушки растущего побега и почки поможет выявить специфику дифференциации тканей в этом сложном органе в периоды, отличающиеся разным типом роста.[1]

Методика. Почки и верхушки удлиненных боковых побегов *C. altaica* и некоторых других видов (*C. curvisepala* Lindm., *C. maximowiczii* C. K. Schn.) собирались в парке Лесотехнической академии и Ботанического института в 1967—1969 гг. с одних и тех же деревьев. Верхушки побегов собирались 12 V, 21 V и 3 VI, пазушные почки — 25 V, 1 VI, 8 VI, пазушные и верхушечные почки — 30 VI, 14—15 VII, 28 VII и фиксировались в 75° спирте и в смеси Карнуа. Перед фиксацией в смеси Карнуа с почек снимались наружные почечные чешуи, и пропитывание их смесью проводилось под вакуумом в течение 1.5—2 часов. Материал, зафиксированный в спирте, препарировался под бинокулярной лупой МБС-1; из

---

[1] Содержание статьи было доложено на заседании секции морфологии ВБО 30 III 1971.

материала, зафиксированного в смеси Карнуа, приготовлялись серийные продольные и поперечные срезы толщиною 12 мк. Срезы по верхушке побега приготовлялись до 8—14-го узлов, почка разрезалась вся до ее основания. Повторность была 3—5-кратной. Срезы окрашивались гематоксилином по Делафильду с сафранином.

Во время интенсивного роста на верхушке вегетативных удлиненных побегов было по 5 сближенных зачатков листьев, у 6-го и 7-го листьев (длиною от 4 до 14 мм) междоузлия уже начали разрастаться, но были еще короткими. Средняя часть побега несла более развитые листья с длинными междоузлиями, в его нижней части были чешуи и катафиллы с укороченными междоузлиями.

Формирование анатомического строения растущего побега

Анализируя строение побега боярышника, мы старались, вслед за рядом анатомов (Louis, 1935; Majumdar, 1942; Plantefol, 1947; Кондратьева-Мельвиль, 1956; 1961, 1966; Clowes, 1961; Эсау, 1969, и др.), выявлять взаимосвязи в делении и формировании тканей стебля и листовых органов.

Конус нарастания побега *C. altaica* 12 мая в начале минимальной фазы плоский (рис. 1). Зональность в верхушечной меристеме выражена

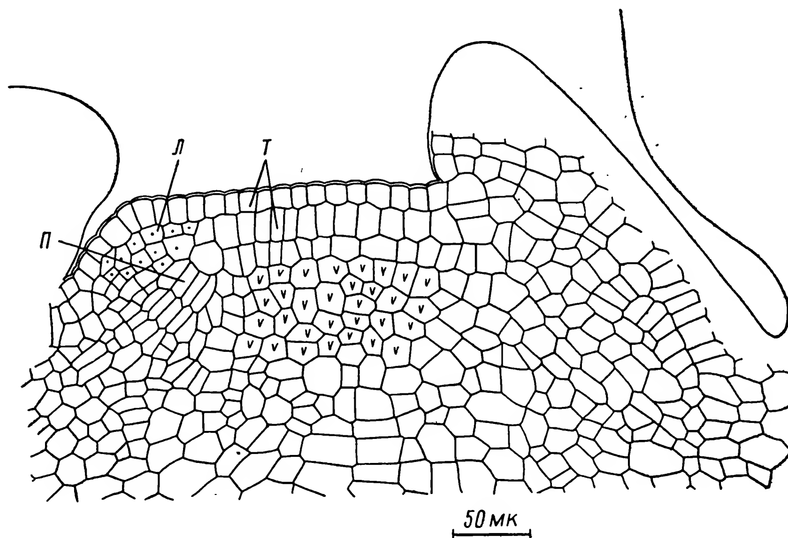


Рис. 1. Продольно-медианный срез конуса нарастания побега *Crataegus altaica* Lange; 12 мая.

П — прокамбий, *Л* — заложение листового бугорка, *Т* — туника; VVV — клетки сердцевинной меристемы.

слабо в связи с активностью делений ее клеток, обусловливающих возникновение листового бугорка. На продольно-медианном срезе ширина конуса нарастания небольшая — поверхностный слой туники состоит из 13—14 клеток. Различаются 3 слоя туники, но со стороны возникающего листового бугорка в ее 2-м и 3-м слоях происходят периклинальные деления; у основания бугорка начинается формирование пучка прокамбия. Периферическую зону клеток конуса нарастания, отличающихся высокой меристематичностью, будем называть вслед за Плантефолем (Plantefol, 1947) инициальным кольцом. 5—6 слоев клеток составляют стержневую или сердцевинную меристему, ширина ее 7—8 клеток. Большинство ее клеток делится, увеличивая длину стебля, но немало клеток делится перегородками, косыми и параллельными его продольной оси, увеличивая диаметр сердцевины.

На поперечных срезах близко от поверхности конуса нарастания крупными ядрами и своей большой величиной выделяется группа центральных инициальных клеток. К ним примыкают ряды клеток, делящихся преимущественно по тангенсу; эти деления связаны с возникновением листьев.

В подножье 2-го листа, а листовым подножьем Луи (Louis, 1935) предложил называть зону, общую для листа и стебля (счет листовых зачатков ведем сверху), формируется прокамбиальный пучок — след его будущей жилки. Только в самом центре среза небольшая группа более крупных клеток является производной сердцевинной меристемы. Ее окружают делящиеся клетки листовых подножий (рис. 2, *А*). Деления клеток по тангенсу происходят почти по всей толще стебля и не затрагивают лишь очень маленькую группу клеток в самом центре.

На расстоянии около 60 мк от верхушки побега развиты подножия 3-го и 4-го листовых зачатков, в каждом из них по 3 прокамбиальных пучка (рис. 2, *Б*). Ковнутри от прокамбиальных пучков видна зона тангентальных делений (рис. 3), являющихся продолжением подобных делений в мезофилле с внутренней стороны листовых зачатков. В наружной

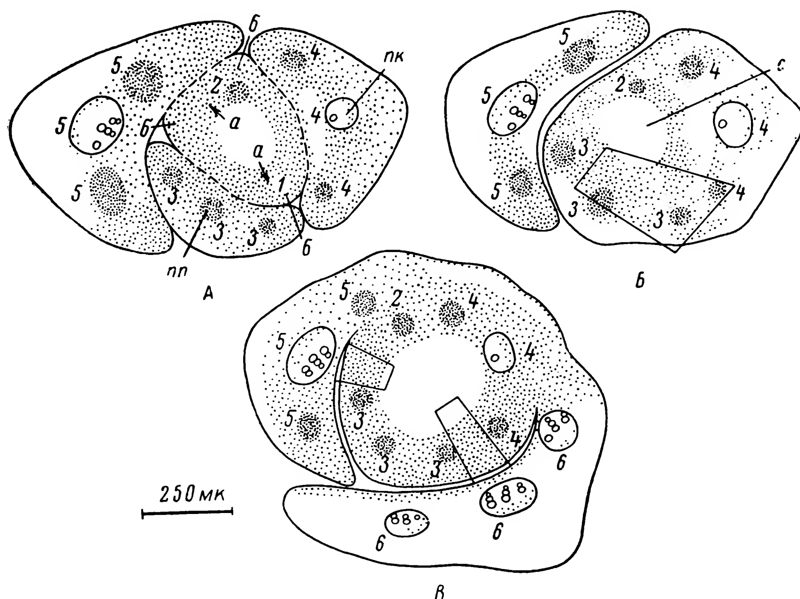


Рис. 2. Поперечные срезы верхушки растущего побега *Crataegus altaica* Lange; 18 мая.

А — 50 мк ниже поверхностного слоя верхушки стебля, 2-й узел.; *Б* — на расстоянии 60 мк, 3—4-й узлы; *В* — на расстоянии 120 мк, 5-й узел. *Цифрами* отмечены прокамбиальные и проводящие пучки листовых зачатков. *а* — делящиеся клетки листовых подножий, *б* — инициальное кольцо, *пп* — прокамбиальные пучки, *пк* — пучки с флоэмой и ксилемой, *с* — сердцевина; меристематические зоны отмечены точками, вакуолизированные ткани — без точек.

части стебля также происходят деления. Заметное увеличение толщины стебля, которое происходит несколько ниже данного уровня, явно связано с развитием листьев. В 3-м узле заметно обособляется сердцевина благодаря вакуолизации ее клеток. Внешнюю границу сердцевины установить невозможно, так как переход к более мелким делящимся клеткам (с внутренней стороны листовых подножий), как справедливо отметил еще О. В. Баранецкий (1899), совершается постепенно. В 4-м узле различается 7 прокамбиальных пучков, располагающихся в образовательном кольце, хотя оно еще не полностью обособлено, поскольку кора еще меристематична.

В нижней зоне 4-го узла дифференциация тканей уже более продвинута: в связи с разрастанием и вакуолизацией клеток местами выявляется кора. Клетки первичной коры располагаются параллельными слоями, они отличаются от клеток сердцевины более мелкими размерами и более интенсивной окраской. Между корой и сердцевиной остается кольцо делящихся клеток, в котором формируются прокамбиальные пучки. Санио (Sanio, 1863), изучая стебель на поперечных срезах, предложил называть именно этот цилиндр делящихся клеток кольцом утолщения,

О. В. Баранецкий (1901) — образовательным кольцом, а Каплан (Kaplan, 1937) — «rest maristem», что переводится как «остаточная меристема», хотя правильнее было бы перевести их — ткань, остающаяся меристематичной.

В 5—6-м узлах верхушки побега особенно отчетливо видно, что и развитие коры происходит в тесной связи с развитием листьев. Среди ее клеток можно выделить участки, различные по степени меристематичности. Кнаружи от следов 4-го и входящих в стелу следов 5-го листа кора заметно вакуолизирована и состоит из 4—5 слоев, причем наружные 2—3 слоя часто делятся радиально, а в самых внутренних, более меристематичных ее слоях преобладают деления в тангентальной плоскости. Кнаружи от следов более молодых листьев кора более меристематична

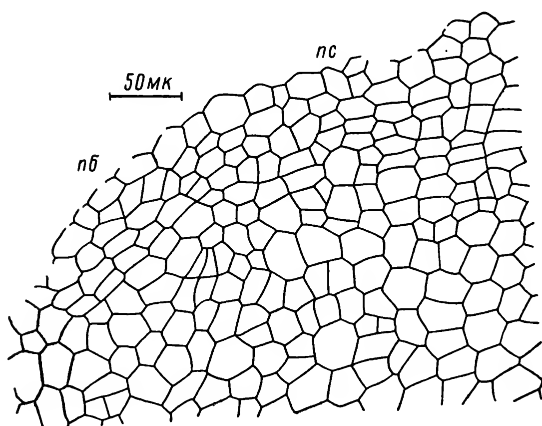


Рис. 3. Поперечный срез верхушки растущего побега *Crataegus altaica* Lange на расстоянии 60 мк от поверхности в 3-м узле (деталь к рис. 2, *Б*).

пс — прокамбиальный пучок средней жилки, *пб* — прокамбиальный пучок боковой жилки; ковнутри от них клетки делятся тангентально.

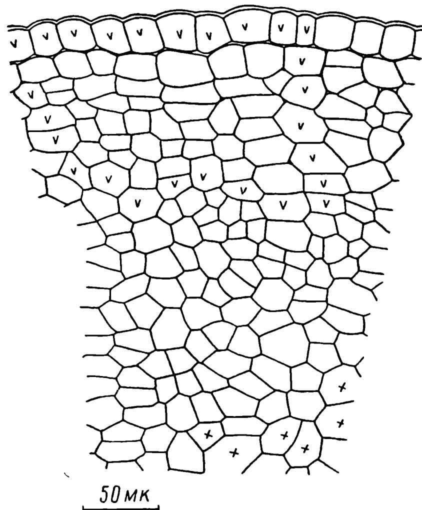


Рис. 4. Поперечный срез верхушки побега *Crataegus altaica* Lange на расстоянии 120 мк ниже поверхностного слоя в 5-м узле (деталь к рис. 2, *В*).

VVV — границы сектора против прокамбиального пучка средней жилки листового зачатка; xxx — сердцевина.

(2, *В*). На поперечном срезе в верхней зоне 5—6-го узлов выделяются густой цитоплазмой, темной окраской и тангентальными делениями два сектора клеток (рис. 2, *В*; рис. 4). Они находятся против медианных проводящих пучков 5-го и 6-го листовых зачатков, соответствуя их листовой щели. Формирование ее, как видим, совершается в узле на раннем этапе развития побега, когда лист достигает 1.5—4 мм длины.

В образовательном кольце пучки находятся в разных фазах развития — в следах самых молодых листовых зачатков формируются прокамбиальные пучки, в следе 3-го листа — инициали флоэмы, в следе 4-го листа (дл. 0.4—0.55 мм) — инициали ксилемы.

Листовой след листьев и чешуй у *C. altaica* трехпучковый. У побегов с филлотаксисом $^2/_5$ медианный пучок листового следа через 5 междоузлий, встречаясь с медианным пучком более старого листа, расщепляется и входит в состав синтетического пучка. Боковые пучки сохраняют свою индивидуальность на протяжении двух или трех междоузлий, затем расщепляются или сближаются и сливаются с пучками ниже лежащих листьев. Встречаются также побеги с филлотаксисом $^1/_3$. У них медианные пучки листового следа встречаются с медианными пучками более старых листьев, расщепляются и входят в состав синтетического пучка уже через 3 междоузлия.

Первые синтетические пучки образуются в 5-м узле на расстоянии около 170 мк от верхушки (в контакт приходят боковые пучки 3-го и

5-го листьев). В формирующемся срединном пучке следа 5-го листа (дл. 1.5—3 мм) дифференцируются маленькие группы ситовидных и ксилемных элементов, по сторонам ситовидных трубок различаются недифференцированные клетки протофлоэмы.

В стебле под 6-м узлом обособляется перимедуллярная зона, клетки ее меньшего размера, чем клетки сердцевины. Она становится заметной в связи с тем, что по одну ее сторону уже сформирована ксилема, а по другую — сердцевина. Ее образование, как упоминалось, начинается при формировании зачатков листьев и связано с делениями клеток листовых подножий внутрь от прокамбия, а ниже — с делениями клеток внутренней зоны образовательного кольца. В следах 6-го и 7-го листьев, размеры которых достигают $^1/_4$ размеров взрослого листа, начинается деятельность камбия. На этом уровне заметно разрастаются междоузлия, до 11—20 мм.

Контуры кольцевого строения проводящего аппарата стебля растущего побега намечаются у видов боярышника после заложения и роста 5—6 листьев. Ниже 6—7-го узлов очертания индивидуальных пучков в кольце проследить уже невозможно.

Образование новых листьев сопровождается в верхушке побега активными тангентальными и радиальными делениями почти во всей толще его клеток. С ростом листьев сначала затухают деления в центральной области стебля, позже в периферической; между ними будут продолжать деления клетки образовательного кольца. Деления в сердцевине продолжаются до 7—8-го узла, где по ее диаметру расположено 22—28 клеток. На уровне 6-го узла клетки сердцевины значительно разрастаются.

Кора на уровне 5-го узла составлена 7—8 слоями клеток, в 7-м узле — 8—10 слоями, в 10-м узле — 10—12 и в 12-м узле — 15—17 слоями клеток. Таким образом, деления в коре начинаются позднее и продолжаются дольше, чем в сердцевине. Число слоев коры особенно резко увеличивается на уровне верхних 7 узлов. Строение коры неоднородно: периферические слои превращаются в колленхиму. Начало дифференциации колленхимы совпадает с развитием первых васкулярных элементов из прокамбия. В 10-м узле заметны 3—4 колленхиматических слоя.

Процесс разрастания имеющихся листьев и возникновение новых вызывает у боярышника на уровне 10—11-го узлов (и на расстоянии 6—7 мм от верхушки побега) уже отчетливый вторичный рост.

Строение почки

Строение пазушной почки изучалось в мае, июне и июле. 25 мая в почках было заложено только 8—9 зачатков почечных чешуй. К 30 июня были заложены все чешуи и катафиллы. Во второй половине июля почка состояла из 18 членов; в ней были заложены почти все листовые органы, которые слагают почки возобновления осенью.

Приведем описание строения сериальных поперечных срезов почки начиная от верхушки ее апикальной меристемы и кончая образованием в стебле кольца проводящих пучков.

Особенности анатомического строения почки[1] в ранний период ее формирования (с мая до второй половины июля) в значительной степени обусловлены развитием почечных чешуй.

На поперечном срезе 24 мк ниже поверхности конуса нарастания в центре различается несколько центральных инициальных клеток, их окружают клетки инициального кольца; со стороны зачатка 2-й чешуи происходят тангентальные деления. В подножье этой чешуи формируется ее срединный прокамбиальный пучок. Подножье 3-й и 4-й чешуй (рис. 5, *1*) разрастается слабее подножья соответствующих зачатков листьев. Дифференциация прокамбиальных пучков чешуй по сравнению с зачатками

---

[1] Закономерности дифференциации тканей в почках (пазушных и верхушечных) у всех просмотренных видов боярышника оказались весьма сходными. Приводим описание анатомического сторения почки *Crataegus maximowiczii*.

листьев в растущем побеге задерживается. Быстрое прекращение верхушечного роста чешуи коррелирует с превращением почти всей толщи клеток в ее подножье в паренхиму — ткань вакуолизированную и утрачивающую способность делиться. В подножье 3-й и 4-й чешуй особенно сильно вакуолизированы клетки с их наружной стороны и ковнутри от медианных пучков. В меньшей степени вакуолизация клеток выражена около боковых пучков. Дольше сохраняет свой характер меристема маргинальная и прилегающие к ней в узле слои клеток стебля (рис. 5, *2*). Малым размерам прокамбиальных пучков соответствует узкая листовая щель, состоящая из двух рядов редко делящихся клеток.

В связи с быстрым старением чешуй в стебле рано дифференцируется кора (рис. 5, *3*; рис. 6). В 5-м узле она образована 4—6 слоями клеток; ее наружные слои превращаются в колленхиму; внутренние слои коры

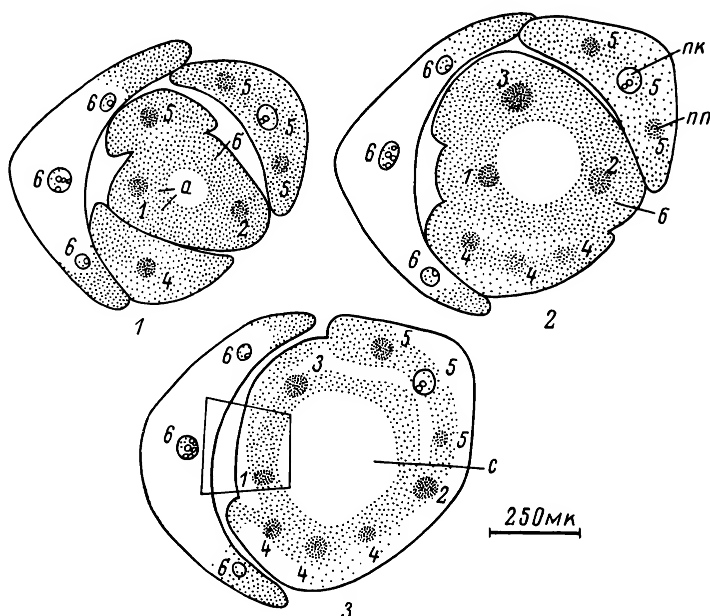


Рис. 5. Поперечные срезы почки с чешуями *Crataegus maximowiczii* C. K. Schn., 25 мая.

1 — на расстоянии 80 мк от поверхности конуса нарастания почки, 3-й узел; *2* — на расстоянии 160 мк, 4-й узел; *3* — на расстоянии 220 мк, 5-й узел. Обозначения те же, что и на рис. 2.

еще меристематичны и делятся преимущественно по тангенсу. Клетки сердцевины и коры в почке вакуолизированы больше, чем на этом же уровне в верхушке побега; между ними обособляется образовательное кольцо с прокамбиальными пучками. Кора, образовательное кольцо и перимедуллярная зона у́же, чем в побеге, что находится в связи со слабым разрастанием подножья чешуй. Хотя по диаметру сердцевины расположено только 12—13 клеток, она шире, чем на этом же уровне в побеге, так как ее клетки рано вакуолизируются и разрастаются. Контуры кольцевого строения стебля заметны уже под 5-м узлом. Со второй половины июля начинается поздний период формирования вегетативных почек, когда они состоят из 11 чешуй, 2 катафиллов и 5—8 зачатков листьев. Почечных чешуй и катафиллов почти в 2 раза больше, чем зачатков листьев; кроме того, они более развиты.

Особенности дифференциации тканей в почке в поздний период ее формирования в значительной степени обусловлены особенностями развития листовых органов низовой формации — чешуй и катафиллов. Конус нарастания почки *C. altaica* в начале минимальной фазы плоский. Апикальная меристема в почке видов боярышника немного опущена в связи с тем, что в ней деления происходят медленнее, чем в листовых подно-

жиях. В связи с заторможенностью процессов органообразования и видимого роста зональность в верхушечной меристеме почки выражена лучше, чем в растущем побеге. Хорошо различаются 3 слоя туники, несколько центральных инициальных клеток (рис. 7); поверхностный слой туники состоит из 15 клеток. 7—8 слоев формируют сердцевинную меристему шириною 7—8 клеток. Зона инициального кольца, представляющая подножья двух самых молодых листовых бугорков, сложена наиболее мелкими делящимися клетками.

На первых поперечных срезах конуса нарастания в центре среза различаются более крупные клетки (рис. 8), являющиеся производными сердцевинной меристемы. К ним примыкает более или менее широкая зона делящихся преимущественно по тангенсу клеток — инициальное кольцо, в котором можно различить несколько секторов. Наиболее узкие секторы расположены между 2-м и 3-м и под 2-м листовым зачатком, наиболее широкий — под 4-м, т. е. более крупным зачатком. Узкий сектор сложен 2—5 рядами клеток по радиусу и 5 слоями по тангенсу. Наиболее развитый сектор сложен 7—10 рядами клеток по радиусу и 5—6 слоями по тангенсу.

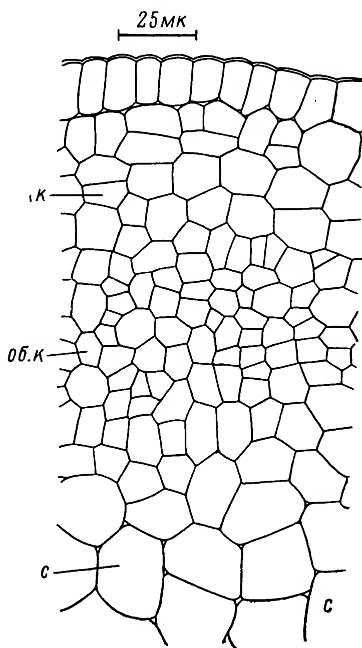


Рис. 6. Поперечный срез почки *Crataegus maximowiczii* C. K. Schn., 25 мая в 5-м узле (деталь к рис. 6, *3*).

с — сердцевина, *к* — кора, *об. к* — образовательное кольцо.

Дальнейшая дифференциация сердцевины в оси почки представляет большой интерес, и этот вопрос будет рассмотрен ниже.

У верхнего листового зачатка есть прокамбиальный пучок только в подножье, в самом зачатке его еще нет. Это доказывает акропетальную дифференциацию прокамбия. У 2-го листового зачатка один прокамбиальный пучок прослеживается и в узле, и в самом зачатке.

Вследствие того что узлы в почке сильно сближены уже во 2-м узле, ее стебель окружен основаниями не двух, как в растущем побеге, а трех листовых зачатков; в подножье каждого формируются по 3 прокамбиальных пучка (рис. 9, *1*, *2*). В верхней зоне 3-го и 5-го узлов подножья соответствующих листовых зачатков почти смыкаются и вся периферическая зона инициального кольца интенсивно делится. В почке в этой зоне яснее, чем в растущем побеге, заметны тангентальные деления. На некоторых срезах видно, что подобные деления происходят и под самой протодермой. В нижней зоне узла, у 4-го и 5-го зачатков листьев, в связи с сильной вакуолизацией их подножий, обособляется коровая паренхима и образовательное кольцо с прокамбиальными пучками. Первичная кора в почке боярышника формируется из тангентально делящихся клеток инициального кольца; в 4-м узле она сложена 4—5 слоями.

В пазухах 4-го и 5-го листьев закладывается бугорок зачаточной почки. В ее образовании принимают участие ткани стебля и в меньшей степени ткани основания листа. В секторе стебля у основания 4-го и 5-го листа под почкой наблюдаются частые и правильные тангентальные деления — это развивается почечная щель. Интересно отметить, что клетки почечной щели начинают разрастаться раньше других клеток инициального кольца (рис. 10, *пщ*). Против срединных пучков 3-го, 4-го и 5-го зачатков формируются листовые щели шириною 7—8 слоев.

В 5-м узле в оси почки различаются пучки разного возраста и строения: прокамбиальные — представляющие следы центральных жилок наиболее молодых 1-го и 2-го листьев; пучки 3-го листа, у которых часть

прокамбия превращается во флоэму; пучки следов 4-го и 5-го листьев с первыми элементами протоксилемы; синтетические пучки, образовав-

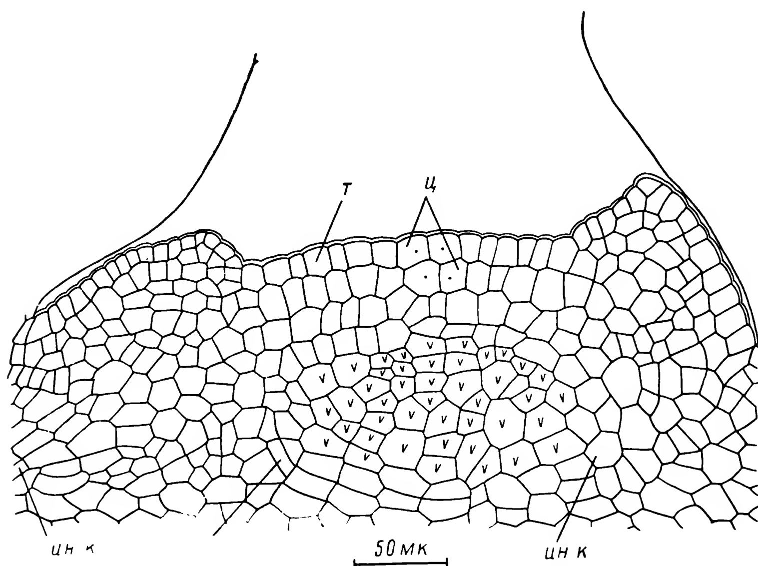


Рис. 7. Продольно-медианный срез конуса нарастания почки *Crataegus altaica* Lange; 28 июля.

т — туника, *ц* — центральные инициальные клетки, VVV — сердцевинная меристема; *ин. к* — инициальное кольцо.

шиеся в результате слияния боковых и главных жилок 3-го, 4-го и 5-го зачатков листьев.

Ниже 60 мк отличия почки от побега становятся еще более значительными. Коровая паренхима, дифференцирующаяся в связи с развитием подножья 4-го и 5-го зачатков листьев и 6-й чешуи, окружает образовательное кольцо снаружи. Прокамбиальные и проводящие пучки под 5-м и 6-м зачатками распределяются в 3—4 круга (рис. 9, *3*, *4*). Это необычное для стебля двудольных распределение пучков свойственно только зоне несущей чешуи. Оно появляется в стебле почки боярышника не сразу после ее заложения, а только после заложения 9—12 почечных чешуй.

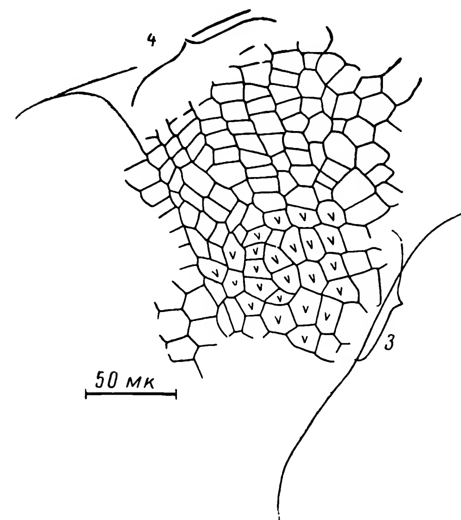


Рис. 8. Поперечный срез почки *Crataegus altaica* Lange; 28 июля. Ранняя фаза образования инициального кольца.

Скобками отмечены секторы инициального кольца против 3-го, 4-го листовых зачатков; VVV — клетки сердцевинной меристемы.

Такое распределение пучков, вероятно, связано с тем, что при формировании чешуй узлы остаются сильно сближенными, вследствие чего в коре скапливаются прокамбиальные пучки. Кроме того, в подножьях чешуй почти вся толща клеток в связи с быстрым прекращением их верхушечного роста (Foster, 1935) превращается в делящуюся по тангенсу паренхиму. Очевидно что процесс старения этой ткани задерживает разрастание междоузлий и способствует разрастанию зоны узла. В 6-м узле в образовательное кольцо «входят» 12 прокамбиальных и проводящих пучков, дифференцированных в разной степени; некоторые пучки на поперечном срезе лежат про-

дольно. В 8—9-м узлах в центральной части оси почки часть пучков располагается в кольцо. Кнаружи от него находятся еще 3—4 круга проводящих пучков, причем пучки наружных кругов располагаются над пучками внутренних кругов или вблизи от них. В кольце между пучками имеются ряды мелких темно окрашенных радиально вытянутых клеток — это формируются радиальные лучи; видны еще тангентально делящиеся клетки, представляющие листовые щели. Паренхима листовых щелей вакуолизируется в 11—12-м узлах. Ниже этого уровня деления в васкулярном кольце затухают, и меристематические очаги в нем встречаются редко. Камбий заметен в следе 11—12-й чешуй на расстоянии 300—400 мк от верхушки почки. Ближе к основанию почки происходит незна-

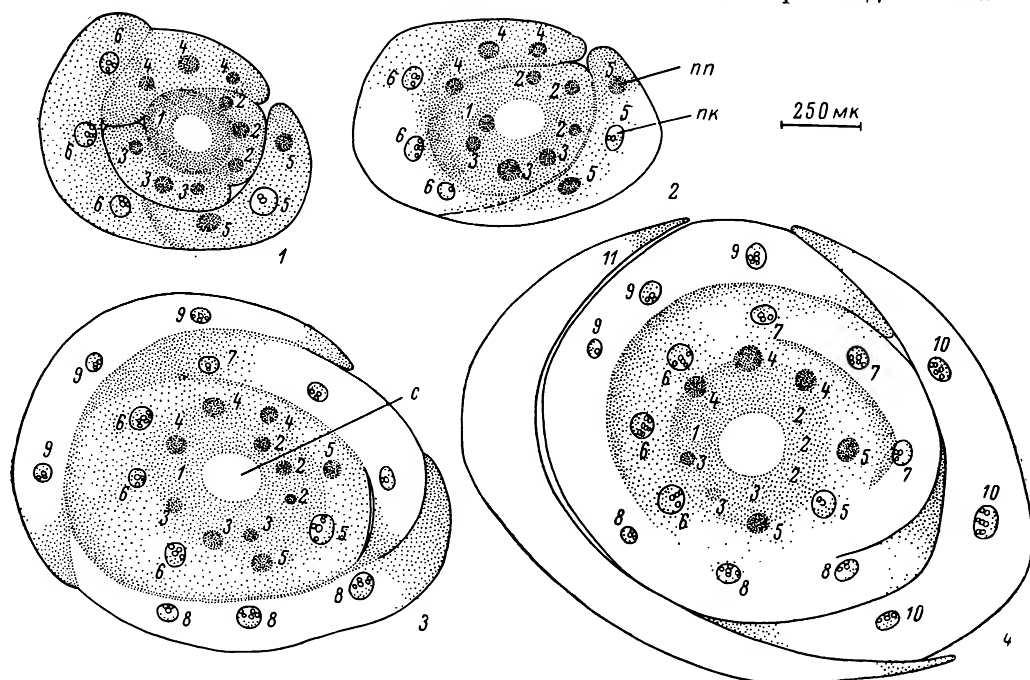


Рис. 9. Поперечный срез почки *Crataegus altaica* Lange; 28 июля.

1 — на расстоянии 40 мк от верхушки конуса нарастания в подножии 2—4-го листовых зачатков; 2 — на расстоянии 50 мк в начале 6-го узла; 3 — на расстоянии 60 мк, 8—9-й узлы; 4 — на расстоянии 100 мк, 9-й узел. Обозначения те же, что и на рис. 2.

чительное разрастание междоузлий (до 200 мк) и пучки, принадлежащие двум-трем листовым следам одновременно, «входят» в стебель, в связи с чем количество их в коре уменьшается. В основании почки все пучки ложатся в один круг и возникает строение, типичное для стебля двудольных.

Подсчитать число слоев первичной коры в оси почки трудно, так как все узлы сильно сближены и ось почки по существу состоит только из узлов. Вхождение следов 6-го, 7-го листа и следов всех последующих чешуй стимулирует деления в периферических слоях первичной коры, где развиваются тангентальные полосы из 3—4 слоев мелких темно окрашивающихся и интенсивно делящихся клеток. Эти деления в коре находятся в связи с продолжающимися делениями маргинальной меристемы и в слоях с внутренней стороны подножья чешуй.

За счет деления и разрастания клеток этих зон идет разрастание коры и разрастание оси почки в более поздний период ее формирования. Уже к осени коровая и сердцевинная паренхимы нижней и средней части оси почки бывают сильно вакуолизованы. Ясно, что следующей весной при распускании почки разрастания междоузлий между чешуями произойти не может.

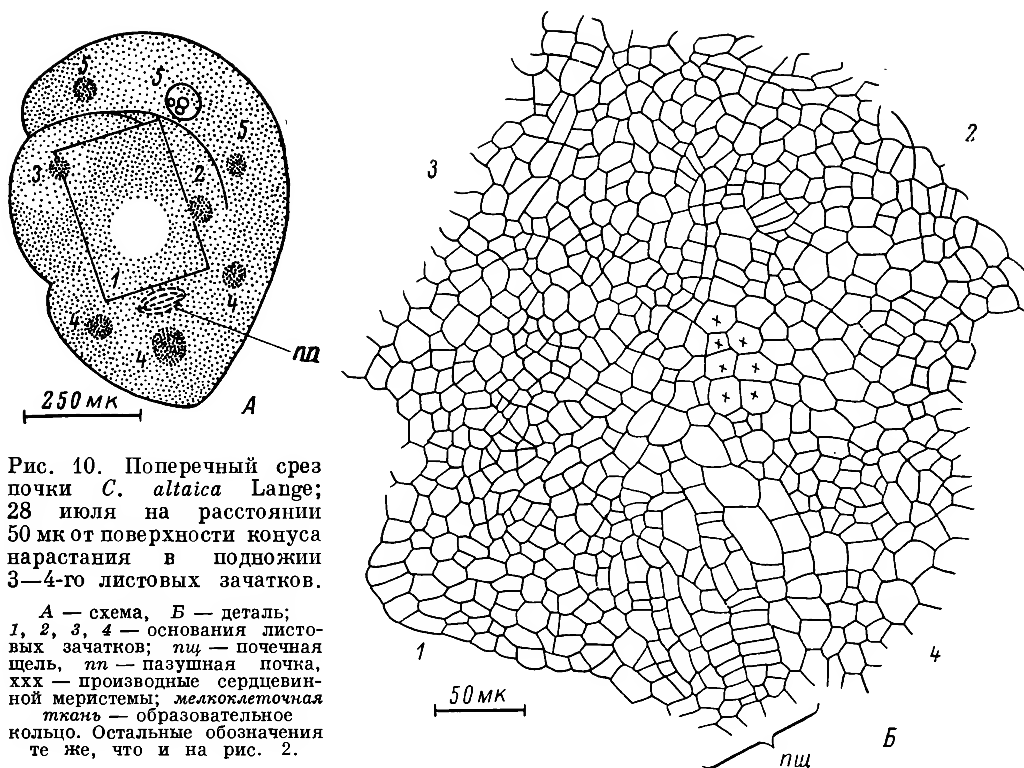


Рис. 10. Поперечный срез почки *C. altaica* Lange; 28 июля на расстоянии 50 мк от поверхности конуса нарастания в подножии 3—4-го листовых зачатков.

А — схема, *Б* — деталь; *1, 2, 3, 4* — основания листовых зачатков; *пщ* — почечная щель, *пп* — пазушная почка, ххх — производные сердцевинной меристемы; *мелкоклеточная ткань* — образовательное кольцо. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

Дифференциация сердцевины

На растоянии 24—36 мк от поверхности конуса нарастания на срезах видно, что сердцевина возникает из клеток, имеющих различное происхождение.

В центре находятся более крупные и светлее окрашенные клетки (рис. 8) — производные сердцевинной меристемы конуса нарастания. К ним примыкают более мелкие и темнее окрашивающиеся клетки, образованные делениями инициального кольца в связи с заложением и ростом листовых зачатков. Еще более отчетливо, чем в растущем побеге, видно, что бо́льшая часть сердцевины развивается в тесной связи с меристемой листовых подножий.

На ранних этапах развития сердцевины заметно, что клетки, производные стержневой меристемы, делятся в различных направлениях. Оболочка их материнской клетки некоторое время сохраняется. На расстоянии 50 мк от верхушки конуса нарастания видно, что светлее окрашенные клетки сердцевины стали крупнее (рис. 10). Клетки внутренней зоны инициального кольца, позже образовательного, делятся преимущественно по тангенсу, образуя в верхушке стебля правильные ряды клеток.

Гетерогенное строение и происхождение сердцевины почки прослеживается только в первых верхних узлах, разные зоны клеток сердцевины хорошо отличаются по окраске оболочки, содержимого и направлению делений.

На расстоянии 80 мк от конуса нарастания в 3-м—5-м узле резко выступают изменения, происшедшие в строении сердцевины: она стала шире — ее слагают по диаметру 8—10 слоев, состоящих из крупных, довольно однородных клеток. Только периферию сердцевины слагают более мелкие клетки перимедуллярной зоны. На протяжении верхних 5 узлов клетки сердцевины интенсивно делятся. В 6-м узле на расстоянии 108 мк от поверхности конуса нарастания по поперечнику сердцевины располагается 16—18 клеток, более меристематичных, чем клетки побега на этом же уровне.

В 7-м узле число клеток по поперечнику сердцевины остается почти таким же, как и в 6-м узле, но сердцевина значительно расширяется за счет быстрого разрастания ее клеток. В ней появляются сильно вакуолизированные клетки с друзами, но некоторые ее клетки остаются меристематическими и поэтому видны недавно поделившиеся клетки.

Вакуолизация клеток сердцевины совершается в почке медленнее, чем в побеге, она продолжается до 10-го узла; в основании почки наблюдается отмирание клеток сердцевины и образование полостей; поперечник сердцевины сложен 22—25 слоями — почти таким же числом слоев, какое характерно для растущего побега весною.

Специфичное строение зоны побега, несущей чешуи, наблюдалось и у других исследованных видов *Crataegus*: *C. sanguinea* Pall., *C. dahurica* Koehne et C. K. Schn., *C. hissarica* Pojark., *C. maximowiczii* C. K. Schn., *C. chlorosarca* Maxim., *C. remotilobata* H. Raik. ex M. Pop., *C. pinnatifida* Bunge, *C. oxyacantha* L., *C. curvisepala* Lindm., *C. turkestanica* Pojark., *C. turcomanica* Pojark., *C. rivularis* Nutt. и др.

Обсуждение

Сопоставление строения почки и растущей верхушки позволило выявить специфику роста побега в эти разные фазы его жизни. В растущем побеге узловые зоны короткие — возникновение и разрастание листьев сопровождается ростом междоузлий. Листовые следы быстро формируют кольцо вокруг сердцевины, под 5—6-м узлом (считая сверху) в стебле формируется типичная для двудольных структура стебля; в следе 6—7-го листа начинается деятельность камбия.

Почка состоит из ряда сближенных узлов. Уже строение верхнего 2-го узла отличает ее от соответствующего узла растущего побега. Стебель почки окружен тремя листовыми зачатками, побега — двумя. Строение стебля почки напоминает строение стебля однодольных. Точка роста ее слегка углублена, что характерно для однодольных и розеточных и полурозеточных двудольных трав (Rauh a. Rappert, 1954). В почке, как и в верхушке побега однодольных, исследованных О. В. Баранецким (1897) и Катессон (Catesson, 1953), преобладают деления и разрастание клеток, увеличивающих ее толщину. Тангентальные деления заметны и под протодермой зачаточного стебля. Баранецкий (1897) считал такой способ образования коры характерным лишь для однодольных. Однако он хорошо проявляется и в почке у видов боярышника, что коррелирует с разрастанием оснований листовых органов и малыми размерами конуса нарастания. Именно сходство в процессе роста обусловливает сходство строения почки двудольных с однодольными.

До 15—16-го узла в почке прокамбиальные и проводящие пучки располагаются в толще делящихся по тангенсу клеток в 3—4 круга. Подобное строение стебля наблюдается только в почке, когда междоузлия не растут и узлы сближены; оно описано и для некоторых двудольных многолетних трав, имеющих также укороченный стебель в верхушке розетки (Majumdar, 1942; Савченко, 1956; Пайзиева, 1962; Валиханов, 1964). Образование нескольких кругов проводящих пучков в почке боярышника связано не только со сближеннными узлами, но обусловлено также и особенностями формирования почечных чешуй, а именно быстрым их старением, вакуолизацией и разрастанием паренхимных тканей их подножий.

Кольцевое строение проводящего аппарата в почке формируется лишь под 8—9-м узлами. В почке медленнее, чем в растущем побеге, происходит дифференциация проводящих пучков.

Очень ярко выступает у боярышника своеобразное формирование сердцевины. Современные крупные анатомы связывают ее возникновение с деятельностью определенной зоны апикальной меристемы (Guttenberg, 1960; Эсау, 1969). Однако есть и другой тип ее развития. В конце

прошлого века Санио (Sanio, 1863) писал, что сердцевина двудольных возникает из кольца утолщения, а Баранецкий (1899) установил, что у представителей многих семейств двудольных развитие сердцевины происходит главным образом в связи с делениями клеток внутренней зоны образовательного кольца. Развитие образовательного кольца и разрастание сердцевины происходит с заложением и ростом листьев (Louis, 1935; Кондратьева-Мельвиль, 1961, 1966); последний процесс проявляется особенно отчетливо в укороченных побегах (Пайзиева, 1962; Валиханов, 1964; Ибраева, 1968).

У некоторых древесных и травянистых растений листовой примордий рано подвергается паренхиматизации дорсальной, а немного позже и вентральной стороны (Louis, 1935). У боярышника паренхиматизация вентральной стороны зачатка листа задерживается; долго сохраняющаяся меристема с внутренней стороны зачатка листа коррелирует с делениями в сердцевине.

Выводы

1. Объем апикальной меристемы у боярышника в почке и растущем побеге невелик. Деления в меристеме верхушки формирующейся почки происходят в виде отдельных зон и очагов. Разное направление делений, различия в размерах клеток, их вакуолизации и в связи с этим в окраске свидетельствуют о том, что уже в этой фазе начинается дифференциация тканей. Отчетливая зональность и дифференциация тканей в конусе нарастания почки хорошо проявляется в ее покоящемся состоянии.

2. а) Ниже конуса нарастания кора и сердцевина почки значительно разрастаются благодаря делению тканей листовых подножий; диаметр сердцевины в процессе заложения и роста зачатков листа значительно увеличивается от 7—8 клеток под верхним узлом стебля до 22—25 под 10-м узлом; сердцевина увеличивается в основном за счет деления клеток внутренней зоны образовательного кольца, деления же производных сердцевинной меристемы дают небольшое число клеток. б) Заложение меристематического бугорка пазушной почки и дифференциация почечной и листовой щелей совершается на ранних этапах формирования побега в его верхних узлах (3—4) при заложении прокамбиальных пучков. в) В ранний период формирования почки, когда закладываются только зачатки почечных чешуй, малые размеры прокамбиальных пучков коррелируют с узкой листовой щелью; в связи со слабым разрастанием подножья чешуй в почке бывают более узкими кора, образовательное кольцо и перимедуллярная зона; дифференциация прокамбиальных пучков задерживается; дифференциация тканей в поздний период формирования почки отличается более быстрой вакуолизацией коры и более медленной дифференциацией васкулярной ткани и сердцевины; все ткани зачаточного стебля, начиная с самой верхушки почки, более мелкоклеточные, чем в растущем побеге.

3. а) В стебле почки прокамбиальные пучки располагаются в 3—4 круга, кора формируется в связи с делениями под протодермой, что характерно для строения стебля однодольных; структурное сходство некоторых двудольных со строением однодольных обусловлено сходством процессов роста, идущего у них по одному и тому же типу — клетки паренхимы у тех и других делятся и разрастаются преимущественно по тангенсу. б) В растущем побеге возникновение листовых зачатков сопровождается разрастанием междоузлий и быстрым формированием в стебле кольцевой структуры.

ЛИТЕРАТУРА

Артюшенко З. Т. и С. Я. Соколов. (1955). Формирование почек и рост годичных побегов у некоторых древесных пород. Сообщ. I. Тр. Бот. инст. АН СССР, 6, 4. — Баранецкий О. В. (1897). Образование постоянных тканей в вегетационных верхушках однодольных растений. — Баранецкий О. В. (1899). О так называемых биколатеральных сосудных пучках. — Баранецкий О. В. (1901).

Доклад ботанической секции XI съезда русских естествоиспытателей по вопросу о русской ботанической терминологии. — Валиханов М. В. (1964). Явление разнолистности в онтогенезе *Rhaponticum carthamoides* (Willd.) Iljin. Вестн. ЛГУ, биол., 3. — Ибраева Г. Б. (1968). Морфологическое и анатомическое строение листового и спаржевого салата. Вестн. ЛГУ, биол., 15, 3. — Кондратьева-Мельвиль Е. А. (1956). О строении проводящей системы стебля травянистых двудольных. Бот. ж., 41, 9. — Кондратьева-Мельвиль Е. А. (1961). Закономерности развития структуры проростка и ювенильного растения желтой акации. Бот. ж., 46, 11. — Кондратьева-Мельвиль Е. А. (1966). Влияние листа и почки на развитие структуры у однолетнего сеянца клена *Acer platanoides* L. Бот. ж., 51, 3. — Пайзиева С. А. (1962). Морфолого-анатомическое исследование представителей родов *Cousinia* Cass. и *Arctium* L. в их онтогенезе. Диссерт. канд. биол. наук. Л. — Савченко М. И. (1956). Об образовании так называемого «чехла» на корнях одуванчика. Бот. ж., 41, 3. — Серебряков И. Г. (1961). Ритм сезонного развития растений Хибинских гор. Бюлл. МОИП, биол., 66, 5. — Серебряков И. Г. (1964). Сравнительный анализ некоторых признаков ритма сезонного развития растений различных ботаникогеографических зон СССР. Бюлл. МОИП, биол., 69, 5. — Шилова Н. В. (1969). Формирование вегетативных почек у некоторых видов *Crataegus* L. Бот. ж., 54, 8. — Эсау К. (1969). Анатомия растений. — Albert P. (1894). Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Knospen einiger Laubhölzer. Forest. Naturw. Zschr., 3. — Catesson A.-M. (1953). Structure, évolution et fonctionnement du point végétatif d'une monocotylédone: *Luzula pedemontana* Boiss. et Reut. (Joncacées). Ann. des Sci. Nat. Bot. et Biol. veg., XIV. — Clowes F. A. L. (1961). Apical meristems. 2. — Von Guttenberg H. (1960). Grundzüge der Histogenese höheren Pflanzen. I. Die Angiospermen. Handbuch der Pflanzenanatomie, VIII, 3. — Foster A. S. (1935). A histogenetic study of foliar determination in *Carya buckleyi* var. *arkansana*. Amer. J. Bot., 22, 1. — Kaplan R. (1937). Ueber die Bildung der Stele aus dem Urmeristem von Pteridophyten und Spermatophyten. Planta, 27. — Louis J. (1935). L'ontogénèse du système conducteur dans la pousse feuilée des Dicotylées et des Gymnospermes. La Cellule, 44, 1. — Majumdar G. P. (1942). The organization of the shoot in *Heracleum* in the light of development. Ann. of Bot., N. S., VI, 21. — Plantefol L. (1947). Hélices foliaires, point végétatif et stèle chez les Dicotylédones. Rev. gén. bot., 638. — Rauh W. a. F. Rappert. (1954). Über das Vorkommen und die Histogenese von Scheitelgruben bei krautigen Dicotylen, mit besonderer Berücksichtigung der Ganz- und Halbrosettenpflanzen. Planta, 43, 4. — Sanio C. (1863). Vergleichende Untersuchungen über die Zusammensetzung des Holzkörpers. Bot. Ztg., 47, 48, 49, 51.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград
и
Ленинградский государственный
университет им. А. А. Жданова.

(Получено 6 IX 1971).

SUMMARY

The appearence of foliar primordia in growing shoot is accompanied by elongation of internodes and rapid formation of ring structure in stem. The vegetative terminal and axillary buds consist of a number closed together nodes; procambial and vascular bundles are arranged in 3—4 circles in their stem part; ring structure starts from bud base. The cortex is formed mainly by tangental divisions below the protoderm; the pith is enlarged mostly as a result of divisions of cells in inner part of initial ring. The structure of the bud axes of *Crataegus* species someway resembles that of the stem of monocotyledons, that can be explained by common features of their growth — especially by mainly tangental division and expanding of cells.

УДК 581.9 : 582.34 (47+57)

А. Л. Абрамова и Л. А. Волкова

ВИДЫ *HETEROCLADIUM* B. S. G. *(THUIDIACEAE)* ВО ФЛОРЕ МХОВ СССР

С 5 рисунками

A. L. ABRAMOVA AND L. A. VOLKOVA. SPECIES OF *HETEROCLADIUM* B. S. G. IN THE MOSS FLORA OF THE U. S. S. R.

У бриологов все еще отсутствует единое мнение об объеме рода *Heterocladium* B. S. G. и его видах. В целях установления видовой принадлежности гербарных образцов, собранных в СССР, авторами была предпринята ревизия видового состава этого рода. Критической оценке в первую очередь подверглись виды из круга родства *Heterocladium heteropterum*. Детальное изучение доступного материала позволило уточнить степень их таксономической обособленности и территориальной разграниченности, а также подтвердить наличие устойчивых диагностических признаков для их опознавания. В пределах СССР произрастает 4 вида — *H. procurrens*, *H. dimorphum*, *H. papillosum*, *H. heteropterum*, приводятся их описания и ключ для определения.

У бриологов все еще отсутствует единое мнение об объеме рода *Heterocladium* B. S. G. и его видах. Разное понимание обнаруживается как в мировых сводках, так и в региональных флорах.

В составе рода *Heterocladium* Пари (Paris, 1904) насчитывал 10 видов. При дальнейших исследованиях выяснилось, что 2 из них принадлежат к сем. *Fabroniaceae,* 1 к семейству *Entodontaceae* и еще 1 вид относится к другому роду сем. *Thuidiaceae.* Из оставшихся 6 видов В. Ф. Бротерус (Brotherus, 1925) в своей сводке дает только 4 вида и к ним прибавляет 2 новых, описанных Бестом (Best, 1901) из Северной Америки.

В последнем обобщении мирового масштаба, каким является пятитомный Index muscorum (Wijk и др., 1962), сохраняются в составе рода 6 видов, в основном отвечающих представлениям Бротеруса, и добавляются 2 новых, описанных за это время из Японии.

Различия в трактовке объема рода объясняются большой полиморфностью ряда видов. Отсутствие четких родовых и видовых диагностических признаков не всегда позволяет уверенно разграничивать некоторые виды и отстаивать их видовую самостоятельность.

В видовой диагностике рода *Heterocladium* в основном приходится опираться на строение гаметофита, поскольку спороносящие экземпляры встречаются редко, а у части видов спорогоны вообще не обнаружены. Кроме того, по имеющимся данным, строением спорогонов виды мало отличаются. Основные диагностические признаки у этих мхов связаны с различиями в морфологии и анатомии листьев.

По характеру клеточной сети пластинки листа все виды рода *Heterocladium* можно подразделить на 3 группы: 1) виды с гладкой клеточной сетью, 2) виды с одной папиллой над клеткой и 3) виды с одной — многими папиллами над клетками листьев. Каждая группа объединяется вокруг таких типичных видов, как *Heterocladium procurrens* для первой, *H. dimorphum* для второй, *H. heteropterum* и *H. heteropteroides* для третьей группы. До последнего времени многие виды из круга близкородственных

им понимаются по-разному. Одни считают их самостоятельными видами, другие расссматривают как формы, разновидности или подвиды перечисленных основных видов. Отсутствие гербарных образцов и необходимых литературных источников с оригинальными описаниями лишило нас возможности подробно ознакомиться и составить собственное представление о японских видах *Heterocladium.*

Ограниченность материала не позволяет еще высказать окончательных суждений о закономерностях в географическом распространении видов этого рода, хотя некоторые выводы в этом отношении уже можно сделать. Так, ряд видов не обнаружен в пределах обширной азиатской части Советского Союза, на Урале и в Предуралье, причины этого могут скрываться в местных природных особенностях или определяться условиями формирования ареала. Однако это может быть следствием также и недостаточной изученности бриофлоры, особенно когда дело касается сравнительно мелких мхов. Общую же конфигурацию ареалов после сравнительного систематического обзора можно наметить.

Для Советского Союза сейчас известно 4 вида: *Heterocladium procurrens, H. dimorphum, H. papillosum* и *H. heteropterum.* Все они имеют достаточно четко выраженные диагностические признаки, на которых мы и остановимся.

***Heterocladium procurrens* (Mitt.) Jaeg.** (рис. 1 и 2).

Дернинки от светло-зеленых до желтовато-зеленых. Стебель до 8 см длины, перистоветвистый, вторичные стебли густо перистые, веточки простые, неветвистые. Парафиллии немногочисленные, линейно-ланцетные, пильчатые. Стеблевые листья пленчатые, расставленные, 1.4—1.8 мм длины, 6—9 мм ширины, из почти влагалищного ушковидно-сердцевидного основания широко-треугольно-овальные, внезапно волосовидно заостренные, оттопыренно отогнутые, края городчато-пильчатые. Жилка слабая, неравновильчатая, исчезает ниже середины листа. Листья вторичных стеблей без ушковидного основания, похожи на стеблевые, растопыренно отогнутые, постепенно заостренные до узко заостренных; листья веточек овально-ланцетные, слабо заостренные, вверху тупые. Клетки стеблевых листьев гладкие, прозрачные, разнообразной формы: клетки середины основания — линейные, туповато заостренные, 6 мк ширины, 1 : 4—6 длины, выше и ближе к краям пластинки шире и короче, варьируют от продолговато веретеновидных до овально-ромбических, верхушечные линейные. Клетки веточных листьев на спинке иногда слабо шероховатые от папилл в верхнем углу клеток, шире и короче.

Heterocladium procurrens, наиболее крупный по своим размерам вид рода, описан из Северной Америки и долгое время оставался известным только для этого континента. Бротерус (1925) указывает в общем распространении этого вида Чукотский полуостров. Однако А. С. Лазаренко (1941) считает это указание ошибочным, исходя из предположения, что Бротерус вместо *H. heteropterum,* приведенного в статье К. Мюллера (Müller, 1883), указал *H. procurrens.*

В «Определителе листостебельных мхов Арктики СССР» (Абрамова и др., 1961) распространение *H. heteropterum* дается по К. Мюллеру и А. С. Лазаренко.

Позже И. И. Абрамов и А. Л. Абрамова получили возможность изучить образец *Heterocladium* с Чукотского полуострова по сборам братьев Краузе 1881 года, который был определен К. Мюллером как *H. heteropterum.* Вероятно, Бротерус видел этот же образец или его дублет, поскольку при проверке выяснилось, что он действительно принадлежит к *H. procurrens,* который раньше считался чисто американским видом. Дернинки этого вида по сборам с Чукотки несколько угнетенные, но по стеблевым и веточным листьям, строению клеточной сети они совершенно тождественны хорошо развитым американским растениям. У тех и других обнаруживается слабая шероховатость клеток со спинной стороны пластинки веточных листьев, что как видовой признак, характерный для *H. procurrens,* отмечалось уже Граутом (Grout, 1934).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Ареал вида охватывает тихоокеанское побережье Северной Америки и Азии (Чукотка) (рис. 1, *1*).

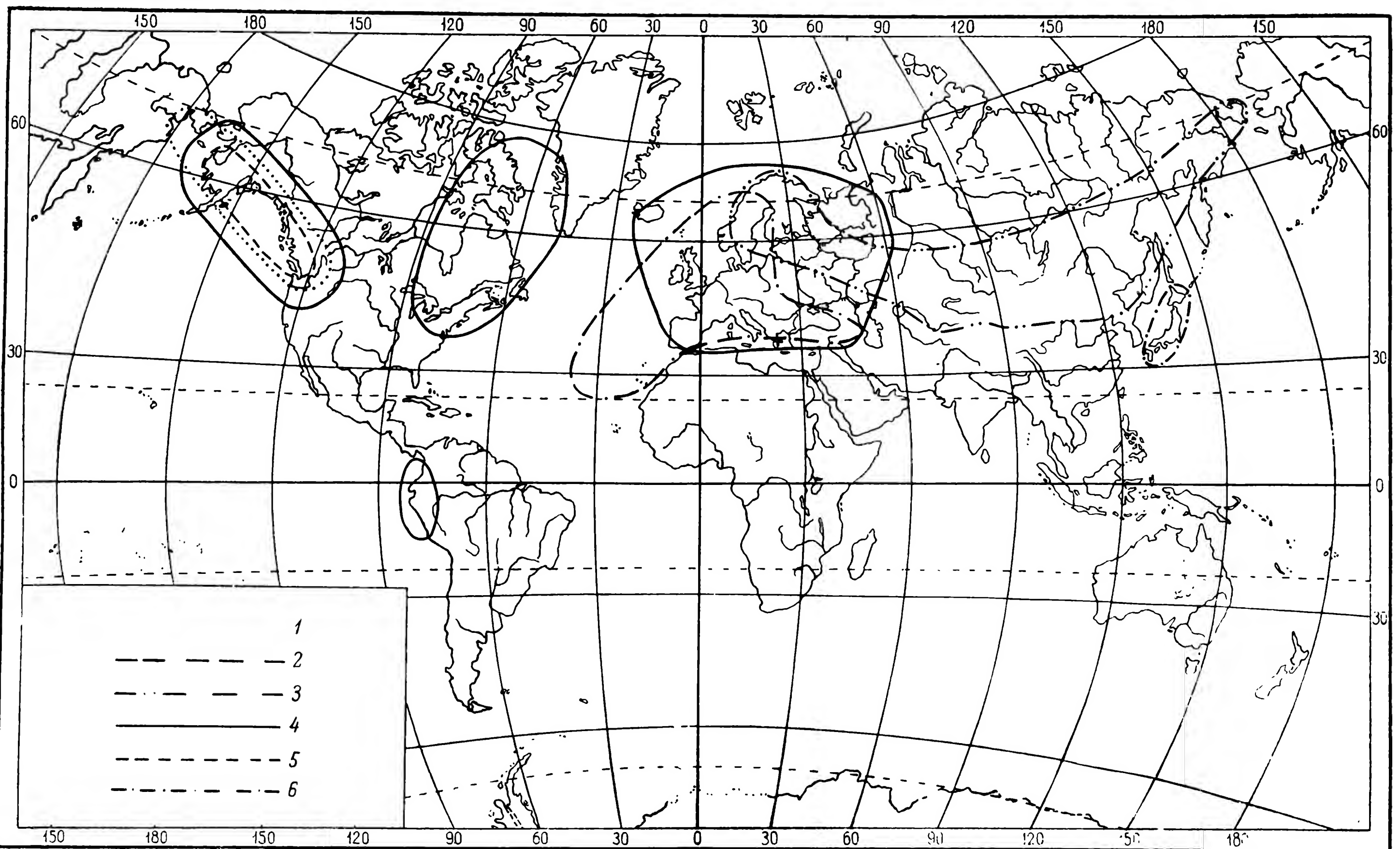


Рис. 1. Ареалы видов *Heterocladium* B. S. G.

1 — *H. procurrens* (Mitt.) Jaeg.; *2* — *H. heteropterum* (Bruch) B. S. G.; *3* — *H. papillosum* (Lindb.) Lindb.; *4* — *H. dimorphum* (Brid.) B. S. G.; *5* — *H. heteropteroides* Best; *6* — ареал японских видов рода *Heterocladium*.



Рис. 2. Строение листьев *Heterocladium procurrens* (Mitt.) Jaeg. (рисунок с Чукотского растения).

1—3 — стеблевые листья; *4—6* — веточные листья; *7*, *8* — верхушки стеблевых листьев; *9* — край в верхней части стеблевого листа; *10* — край в основании стеблевого листа; *11*, *12* — верхушки веточных листьев; *13* — клетки середины веточного листа; *14* — край в основании веточного листа; *15*, *16* — парафиллии.

Heterocladium dimorphum (Brid.) B. S. G. (рис. 1, 3).

Дернинки плоские, жесткие, рыхлые или плотные, желто-зеленые до буровато-зеленых. Главный стебель ползучий, перисто или кустисто разветвленный. Ветви короткие, тупые, сережчатооблиственные. Стеблевые листья до половины оттопыренно-отогнутые, 0.6—0.9 мм длины и 0.6 мм ширины, из широкосердцевидного основания внезапно длинно и тонко заостренные, края плоские, папиллозно-зубчатые (городчатые). Жилка короткая, двойная до неясной. Клетки пластинки стеблевых и веточных листьев толстостенные, вверху и около краев ромбоидальные, ромбические, квадратные и округло-многоугольные, в середине овальные до линейных, с низкой папиллой чаще в верхнем углу или над просветом клетки. Веточные листья меньших размеров, прямо отстоящие до оттопыренных, яйцевидные, коротко и широко заостренные, часто с широкой верхушкой.

Коробочка наклоненная, красно-бурая, удлиненно-яйцевидная. Крышечка выпукло-конусовидная, заостренная или туповатая.

Heterocladium dimorphum — приоритетное название вида, тогда как название *Heterocladium squarrosulum* (Voit) Limpr. — незаконное, поскольку *Hypnum squarrosulum* Voit представляет более поздний гомоним.

Хорошими диагностическими признаками вида являются оттопыренно отогнутые стеблевые листья, из широкосердцевидного основания внезапно суженные в длинную тонко заостренную верхушку. Клетки пластинки листа с 1 папиллой большей частью на верхнем конце клетки. Веточные листья отличаются от стеблевых, яйцевидные или широко-яйцевидные, широко и коротко заостренные до заостренных.

Внешний вид растения довольно сильно изменяется, что дало повод установить разновидности (var. *alpicola* Mol. и var. *compacta* Mol.) и послужило основанием для описания вида *Heterocladium kurrii* B. S. G. Позже выяснилось, что одна разновидность, var. *alpicola,* является недействительной (nomen nudum), хотя Подперой (Podpera, 1954) рассматривается в качестве формы. Вторая же, var. *compacta,* по Мёнкемейеру (Mönkemeyer, 1927), не что иное, как скальная форма роста, отмеченная в высокоширотной Арктике и альпийском поясе гор. Ее основные отличия: образует низкие, густые, плотные дернинки; листья более короткие и менее ясно оттопыренно отогнутые, похожие на листья *Myurella julacea.*

Heterocladium kurrii после описания его по экземпляру из Норвегии нигде больше не собирался и рассматривается Лимприхтом (Limpricht, 1895) как однодомная форма *H. dimorphum.* Таким образом, подавляющим большинством бриологов (Grout, 1934; Jensen, 1939; Podpera, 1954; Nyholm, 1960) этот вид на всем протяжении своего ареала считается единым, хотя и сильно варьирующим.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Из всех видов рода у *H. dimorphum* наиболее широкий ареал: Гренландия, Исландия, Европа, Кавказ, Урал, Северная Америка, Южная Америка (Эквадор) (рис. 1, *4*). Указание *H. dimorphum* для Восточной Сибири не подтвердилось, образец из Восточного Саяна (Бардунов, 1965, 1969) нами отождествлен с *H. papillosum.* В Северной Америке намечаются 2 очага в распространении этого вида: приатлантический и тихоокеанский. К сожалению, единственный образец из Северной Америки, хранящийся в гербарии БИН АН СССР под этим названием (определение Киндберга), оказался принадлежащим к *H. heteropteroides.*

Нам представляются вполне вероятными близкородственные связи *H. dimorphum* с *H. procurrens.* В пользу их родства говорит сходство формы стеблевых и веточных листьев и строение их клеточной сети. Однако существенные различия между ними проявляются в размерах растений (более крупным является *H. procurrens*), а также в папиллозности клеток. У *H. dimorphum* клеточная сеть стеблевых и веточных листьев папиллозная, у *H. procurrens* очень редкая папиллозность, точнее слабая шероховатость обнаруживается только на веточных листьях.

Третьим видом, который также можно отнести к этой группе, будет *H. papillosum.*

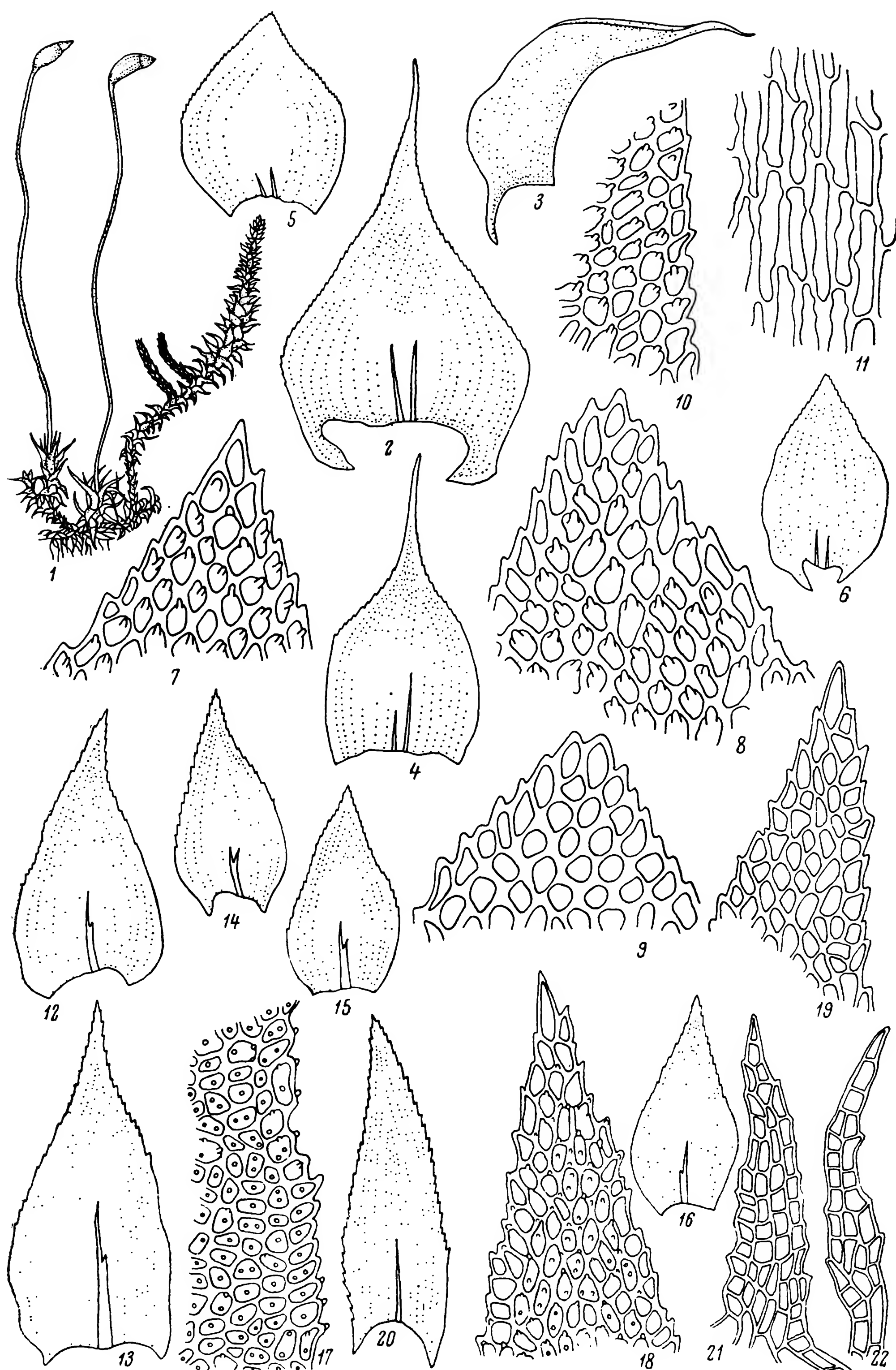


Рис. 3. Строение листьев *Heterocladium dimorphum* (Brid.) B. S. G. и *H. heteropterum* (Bruch) B. S. G. (рисунки с кавказских растений).

H. dimorphum: *1* — общий вид спороносящего растения; *2—4* — стеблевые листья; *5*, *6* — веточные листья; *7*, *8* — верхушки веточных листьев со спинной стороны; *9* — верхушка веточного листа с брюшной стороны; *10* — край в верхней половине листа; *11* — клетки в основании листа. *H. heteropterum*: *12*, *13* — стеблевые листья; *14—16* — веточные листья; *17* — край веточного листа; *18* — верхушка веточного листа со спинной стороны; *19* — верхушка веточного листа с брюшной стороны; *20* — листочек флагеллевидной веточки; *21*, *22* — парафиллии.

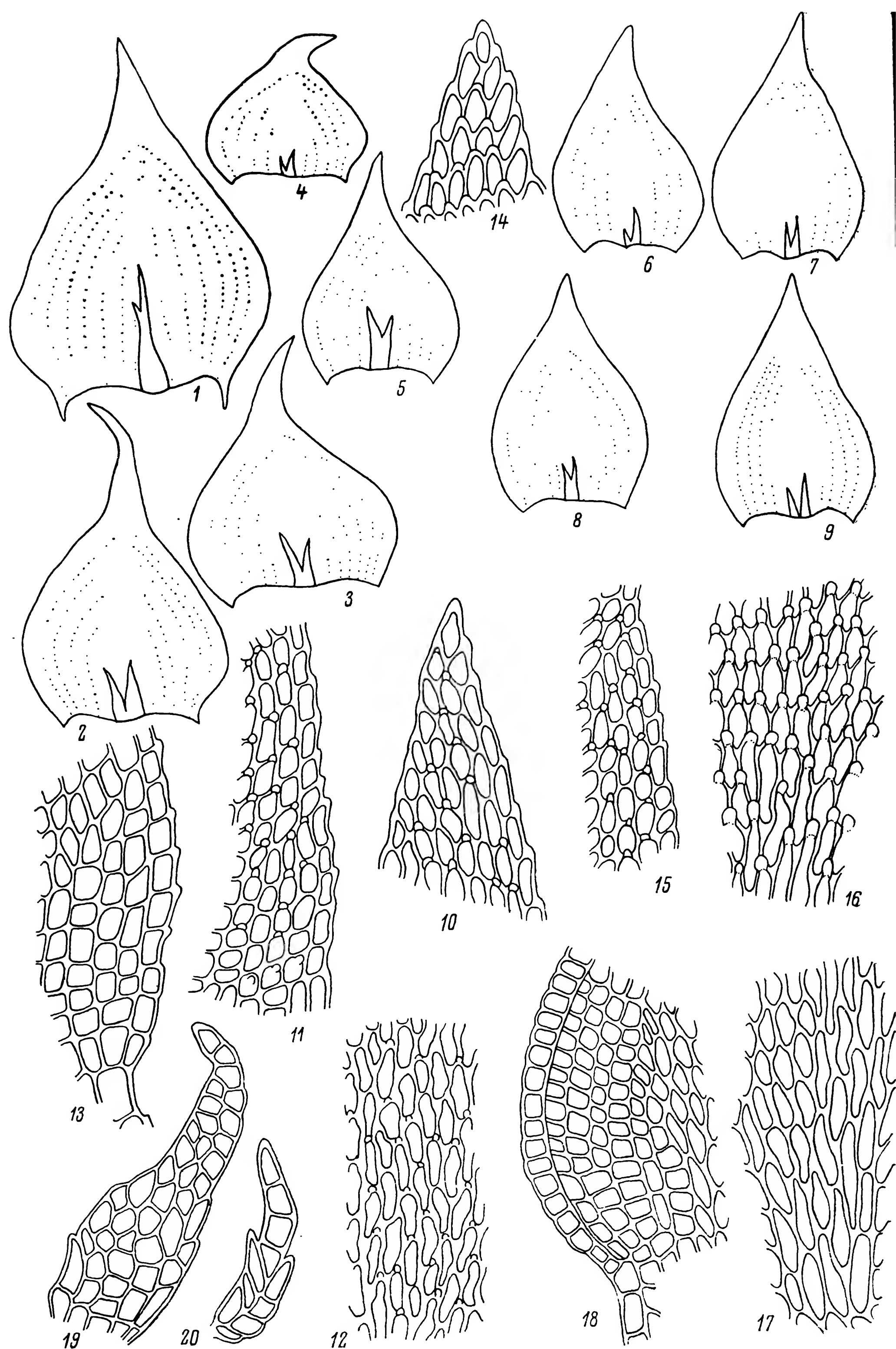


Рис. 4. Строение листьев *Heterocladium papillosum* (Lindb.) Lindb. (рисунок с карельского растения).

1—5 — стеблевые листья; *6—9* — веточные листья; *10* — верхушка стеблевого листа; *11* — край в верхней части стеблевого листа со спинной стороны; *12* — клетки середины стеблевого листа со спинной стороны; *13* — клетки края в основании стеблевого листа; *14* — верхушка веточного листа; *15* — клетки края в верхней части веточного листа со спинной стороны; *16* — клетки середины в верхней части веточного листа со спинной стороны; *17* — клетки середины со спинной стороны веточного листа; *18* — клетки края в основании веточного листа; *19*, *20* — парафиллии.

***Heterocladium papillosum* (Lindb.) Lindb.** (рис. 1, *3* и рис. 4).

Дернинки плоские, зеленые до буровато-зеленых. Стебель распростертый, очень тонкий, 1—1.5 см длины, неправильно перисто ветвистый, иногда с короткими веточками второго порядка. Стеблевые и веточные листья прямо отстоящие, от сердцевидно- до яйцевидно-ланцетных, коротко или длинно заостренные, 0.3—0.5 мм длины и около 0.3 мм ширины, вверху мелко- и тупозубчатые от выступающих верхних углов клеток. Листья веточек второго порядка яйцевидные, коротко заостренные. Жилка короткая, раздвоенная, часто плохо заметная. Клетки пластинки листа толстостенные, по краю почти до верхушки квадратные, округлые и коротко-прямоугольные, в средней части листа овальные до удлиненно-овальных, на спинной стороне листа с крупной полушаровидной папиллой в верхнем углу клетки.

Распространение. Северная Европа, Восточная Сибирь, Дальний Восток, Чукотка, Средняя Азия (рис. 1, *3*).

Положение *H. papillosum* в систематике мхов неоднократно пересматривалось. Линдберг (Lindberg, 1872), описавший его как *Leskea papillosa*, затем перенес в род *Heterocladium* (Lindberg, 1879). По-видимому, такое двойственное толкование Линдберга до сих пор сказывается, одни включают этот вид в род *Heterocladium* сем. *Thuidiaceae* (Limpricht, 1895; Brotherus, 1923, 1925; Jensen 1939; Podpera, 1954), другие — в род *Leskea* сем. *Leskeaceae* (Mönkemeyer, 1927; Nyholm, 1960).

Нам кажется положение *Heterocladium papillosum* в сем. *Thuidiaceae* наиболее естественным. Еще не найдены спороносящие образцы этого вида, но по строению гаметофита он несомненно обнаруживает большое сходство с видами рода *Heterocladium,* особенно с *H. dimorphum.* Так, для *Leskea* характерно то, что стебель у нее без столонов, неправильно ветвистый. Стеблевые и веточные листья по форме одинаковые, отличаются только размерами. Клетки пластинки листа сходные, округлые, до шестисторонних, в основании листа квадратные. У *Heterocladium* главный стебель ползучий, образует столоны. Стебель и ветви неправильно перистоветвистые. Стеблевые и веточные листья различные по форме. Клетки пластинки разные по краю, в середине и в основании листа. Все эти признаки хорошо прослеживаются и у *H. papillosum.*

Если изменчивость первых трех видов в основном истолковывалась как внутривидовая и не послужила основанием для описания большого числа новых видов, то этого нельзя сказать в отношении *H. heteropterum.*

***Heterocladium heteropterum* (Bruch) B. S. G.** (рис. 1. *2*).

Дернинки жесткие, густые, темно-зеленые. Стебель до 8 см длины, лежачий до восходящего. Ветви длинные и тонкие, часто флагеллевидно удлиненные. Стеблевые листья отстоящие и часто односторонне обращенные, низбегающие, продолговато-яйцевидные (яйцевидно-ланцетные), постепенно коротко заостренные с плоскими, густо и тонко папиллознозубчатыми (пильчатыми) краями. Жилка короткая, часто вильчатая, иногда почти простая, кончается в середине листа. Клетки пластинки листа толстостенные, по краю в основании листа много рядов квадратных клеток, с одной или несколькими папиллами над просветом и в верхнем углу клетки. Листья веточек мельче, яйцевидно-ланцетные, коротко заостренные, с более короткой жилкой, конечная клетка листа заостренная, с одной папиллой. Коробочка горизонтальная, овальная до продолговатой, оливково-буроватая. Крышечка с длинным косым клювиком.

Распространение. Западная Европа, Макаронезия и Кавказ (рис. 1, *2*). Указание для Чукотки ошибочно, чукотский образец принадлежит к *H. procurrens.*

Большая изменчивость вида стала причиной того, что его крайние отклонения описывались как самостоятельные виды или разновидности. Кроме того, смешение его с американскими видами привело к значитель-

ной путанице в вопросах систематики и номенклатуры, невыясненными оказались также границы ареала. Указания о произрастании *H. heteropterum* в Северной Америке одними авторами признаются, другими отрицаются.

Виды *Heterocladium*, описанные Бестом (1901) для Северной Америки, неоднократно привлекали к себе внимание европейских специалистов. Особенно горячие споры развернулись по поводу *H. macounii* Best. Этому способствовало замечание Беста о нахождении в Европе форм аналогичных *H. macounii,* затем его же указание на сходство разновидности *H. heteropteroides* var. *filescens* с разновидностями *H. heteropterum* var. *flaccidum* и var. *fallax,* а также высказывания Беста о возможности произрастания европейского *H. heteropterum* вдоль атлантического побережья Северной Америки. Все эти соображения американского исследователя были неправильно истолкованы другими бриологами.

Соблазнительная перспектива открывать американские виды в Европе нередко мешала трезвой оценке исследуемого материала, и поэтому неоднократно предпринимались попытки обнаружить их в формах внутривидовой изменчивости *H. heteropterum.* Так, уже Диксон (Dixon, 1904, 1924) одну форму *H. heteropterum* отождествил с *H. macounii,* хотя наблюдения за европейскими растениями приводят его к мысли о существовании переходов между крайними формами *H. macounii* и *H. heteropterum.* Основываясь на этом и учитывая наличие общих признаков у крайних форм — согнутость стебля и односторонность положения листьев на стебле — Диксон переводит *H. macounii* в ранг подвида. Им же отмечается большая вариабельность жилки у этих растений, которая дала повод Хагену (Hagen, 1908) выделить растения с более мощной жилкой в самостоятельный вид *H. wulfsbergii* Hag.

В 1910 г. этим вопросом занимается Терио (Theriot, 1910). Поводом для новых обсуждений послужил один образец из Флоренции, который Кардо отнес к *H. macounii.* Его определение подтвердил норвежский бриолог Хаген. В распоряжении Терио имелись образцы из Флоренции, образцы *H. heteropterum* из разных областей Европы от Хагена, и типовой материал *H. macounii* от Беста. Терио ограничился сопоставлением тех же признаков, что и Диксон, — положением листьев на стебле, формой листа, жилкой и т. п., и не сравнил, на наш взгляд, ведущие признаки при разграничении этих видов.

Терио пришел к выводу, что *H. heteropterum* чрезвычайно полиморфный вид, у него варьируют длина, ширина и заостренность листьев, форма и длина жилки. Веточные листья у него однобокие или направлены в разные стороны. Однако он не подтверждает тождественности европейских образцов с американским видом и считает, что существует параллельная изменчивость европейского и американского видов, что приводит к образованию сходных форм. В качестве гипотезы Терио с большой осторожностью высказал предположение о родстве американского *H. macounii* с европейским *H. heteropterum.*

В 1952 г. снова поднимается вопрос о формах *H. heteropterum* и об их связях с *H. macounii.* П. и В. Аллорж (P. et V. Allorge, 1952) сравнивали свои образцы с Азорских островов с образцами *H. macounii* из гербария Киндберга и с образцами *H. macounii* по определению Диксона. По их мнению, несмотря на некоторое варьирование признаков, все образцы обнаруживают сходство. Однако часто встречающиеся переходы между видами и крайними формами дали им право рассматривать *H. macounii* как подвид *H. heteropterum.* Аналогичной точки зрения придерживаются многие бриологи, над ними все еще довлеют представления Диксона.

Отождествление некоторых форм *H. heteropterum* с североамериканским *H. macounii* привело к убеждению о произрастании последнего в Европе, а признание идентичности форм американского *H. heteropteroides* с формами европейского *H. heteropterum* замкнуло круг родства.

Все это получило свое наглядное отражение в «Index muscorum» (1962), где в ранге подвидов *H. heteropterum* перечислены американский

H. macounii и европейский *H. wulfsbergii* и наряду с ними приведены 3 европейских разновидности и 1 американская, которую Бест производил от *H. heteropteroides*.

По всем данным, авторы «Index muscorum» не уделили должного внимания высказываниям Граута (1934) и прекрасной разработке Варбурга (Warburg, 1956), специально посвященной критической оценке признаков *H. macounii* и *H. heteropterum*. Исчерпывающий анализ диагнозов параллельно с изучением образцов видов Беста и *H. heteropterum* позволили Варбургу предложить другое решение вопроса. При обследовании английских сборов так называемого *H. macounii*, включая образцы из гербария Диксона, он не обнаружил у них структурного сходства с просмотренными им амерканскими видами.

Варбург пишет, что когда Бест говорил о сходстве европейских и американских видов и форм, то имел в виду только чисто габитуальное сходство и сходство в листорасположении и форме листьев у форм *H. heteropterum* и *H. macounii*. В свое время Бест уже предупреждал, что в случае нахождения *H. heteropterum* в Северной Америке возможно его смешение с *H. heseropteroides*. Чтобы предупредить такую ошибку, им приводятся четкие диагностические признаки этих двух видов. По Бесту, они хорошо различаются строением верхушечных клеток и клеток пластинки веточных листьев. У *H. heteropterum* верхушечные клетки веточных листьев прозрачные, удлиненно овальные, с одной папиллой, а клетки пластинки листа с 1—2 (3) папиллами. Тогда как у *H. macounii* и *H. heteropteroides* верхушечные клетки веточных листьев квадратные до удлиненных, с 2—4 папиллами, а клетки пластинки с 2—5 папиллами (рис. 5).

Дальше Варбург подчеркивает, что различие между американскими и европейским видом этой группы рода *Heterocladium* аналогично различиям *Thuidium delicatulum* и *Th. tamariscinum*.

Как мы видим, основная ошибка многих авторов заключалась в том, что ими брались изменчивые, несущественные признаки, которые были положены в основу сопоставления изучаемых видов.

Опыт исследования гербарного материала, имевшегося в нашем распоряжении, показывает, что у видов *Heterocladium* особенно изменчиво листорасположение на стебле и ветвях в зависимости от формы роста. С листорасположением коррелятивно связаны форма и характер оттянутости верхушки листьев, форма и степень развития жилки, т. е. наиболее вариабельные признаки у видов этого рода.

При изучении *H. heteropterum* приходится заниматься решением ряда вопросов систематического, номенклатурного и географического порядка. Однако в первую очередь необходимо уточнить диагностические признаки европейского и внешне с ним сходных американских видов, чтобы уверенно отличать их друг от друга.

Однозначное решение многих таксономических вопросов упирается в необходимость изучить тип вида. При отсутствии такой возможности, приходится использовать целый арсенал побочных средств для объективной оценки вида и его признаков. Одним из таких средств является критический просмотр массового материала из районов первоописания вида с последующим сравнением выявленных признаков растения с признаками, приводимыми в авторском описании. Их совпадение, а также постоянство и однородность на протяжении всего ареала свидетельствуют в пользу того, что на такие данные вполне можно опираться.

Прекрасно составленные описания *H. heteropteroides* и *H. macounii* и их рисунки, приводимые Бестом (1901), несколько обесцениваются тем, что внимание автора этих видов не всегда концентрируется на видовых диагностических признаках, хотя в общем контексте и примечаниях они приводятся. Следует отдать должное Варбургу (1956), он сумел выделить диагностические признаки этих видов рода.

В нашем распоряжении не было типового материала, но было просмотрено достаточное количество образцов *H. macounii* и *H. heteropteroi-*

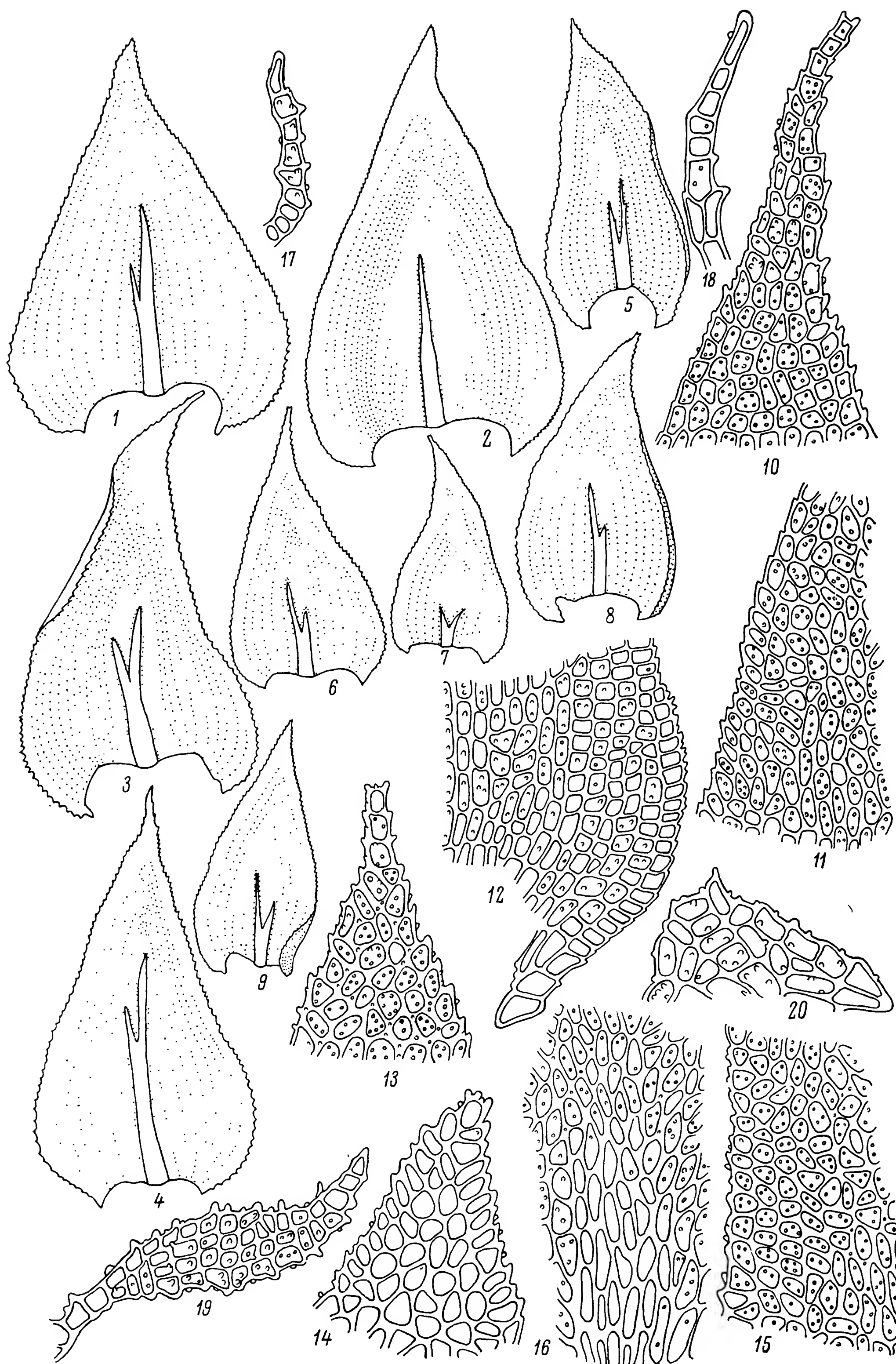


Рис. 5. Строение листьев *Heterocladium heteropteroides* Best (рисунок с американского растения).

1—4 — стеблевые листья: *5—9* — веточные листья; *10* — верхушка стеблевого листа; *11* — клетки края в верхней части стеблевого листа; *12* — клетки края в основании стеблевого листа; *13, 14* — верхушки веточных листьев (*13* — со спинной, *14* — с брюшной стороны листа); *15* — клетки края в верху веточного листа; *16* — клетки в середине основания веточного листа; *17—20* — парафиллии.

des из Северной Америки, *H. heteropterum* — из Европы и ошибочно указываемых для Северной Америки. Сборы американских мхов определены такими ведущими бриологами, как Киндберг (Kindberg), Фрай (Frye), Лоутон (Lawton), Скофилд (Schofield). В образцах Киндберга, которые, вероятно, собраны в «Locus classicus» нами, как и Бестом, в основном обнаружены виды рода *Bestia*, и только в качестве примеси — *Heterocladium*.

Такой широкий просмотр убедил нас в том, что на всем протяжении своего ареала *H. heteropteroides* и *H. macounii* обнаруживают полное сходство основных признаков. К числу их прежде всего относятся: тупо усеченные верхушечные клетки веточных листьев с 2 папиллами; клетки пластинки листа веточных листьев с 2—5 папиллами над просветом и стенками клеток, а также папиллозность стебля и ветвей (рис. 5). У *H. macounii* наблюдаются лишь незначительные отклонения в форме листа, которые, как справедливо отметил Варбург (1956), не подтверждают его видовой обособленности, а позволяют только таксономически расценивать в ранге формы от *H. heteropteroides*. Благодаря этому нам представляется вполне обоснованным считать оба американских вида тождественными по всем ведущим признакам.

У европейского *H. heteropterum* в пределах всего ареала устойчиво сохраняются его отличительные признаки: верхушечные клетки веточных листьев заостренные, с 1 папиллой, клетки пластинки веточных листьев с 1—3 (4) папиллами, стебель гладкий.

Подобных структур веточных листьев и указанного признака стебля у американских образцов рода нами не обнаружено и тем самым произрастание *H. heteropterum* в Северной Америке не подтвердилось. Все образцы Рёлля (Röll) из Северной Америки, определенные как *H. heteropterum*, нами переопределены и оказались *H. heteropteroides*. Точно так же все европейские сборы *H. heteropterum* были совершенно однородными и среди них не обнаружено образцов с признаками американских видов.

Изученный нами материал без всякого сомнения убеждает в правильности взглядов Варбурга, что европейские отклонения от *H. heteropterum* являются формами изменчивости этого вида, а американский *H. macounii* следует рассматривать только как форму *H. heteropteroides*.

Далее мы познакомились с точкой зрения Штормера (Störmer, 1952) и Нюхольм (Nyholm, 1960) о *H. wulfsbergii* Hag. и считаем, что признание его видовой самостоятельности необосновано. Подобная изменчивость формы веточных и стеблевых листьев, так же как и их жилки, можно наблюдать на одном и том же стебле у многих образцов *H. heteropterum*.

В заключение следует отметить, что ни о какой викарности видов *H. heteropterum* и *H. heteropteroides* не может быть речи. Эти виды не обнаруживают близкого родства, они несомненно принадлежат к 2 разным секциям рода *Heterocladium* или даже к разным родам.

Heterocladium heteropteroides Best обладает рядом признаков, сближающих его с родом *Thuidium*. Это проявляется прежде всего в папиллозности стебля, папиллозности парафиллий и в характере клеточной сети пластинки листа. Во всяком случае этот вид связывает роды *Heterocladium* и *Thuidium*. Обращает на себя внимание и ареал вида, который ограничен только Северной Америкой (рис. 1, *5*). Географическое обособление при отсутствии на других континентах близкородственных видов и значительные анатомо-морфологические различия в признаках позволяют ставить вопрос о самобытности *H. heteropteroides*. Остается неясным, следует ли выделять его в качестве отдельного рода или же найти ему законное место в составе какого-то другого рода из сем. *Thuidiaceae*.

При поисках окончательного решения необходимо проанализировать группу японских видов. В настоящее время в Японии насчитывается уже 3 вида, поскольку в 1960 г. Ватанабе (Watanabe, 1960) один вид перевел из рода *Thuidium* в род *Heterocladium*.

Во всяком случае теперь можно вполне уверенно говорить, что в СССР произрастает 4 вида *Heterocladium*. Нами дается ключ для их определения с учетом и тех американских видов, которые были рассмотрены.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ *HETEROCLADIUM*

1. Стебель и парафиллии папиллозные. Верхушечные клетки веточных листьев усеченные, с 2—4 папиллами, клетки пластинки листа с 2—5 папиллами . . . . . . *H. heteropteroides* Best (рис. 5).
— Стебель и парафиллии гладкие. Верхушечные клетки веточных листьев заостренные, гладкие или с 1 папиллой, клетки пластинки листа гладкие или с 1—3 (4) папиллами . . . . 2.
2. Стеблевые листья гладкие . . . *H. procurrens* (Mitt.) Jaeg. (рис. 2).
— Стеблевые листья папиллозные . . . . 3.
3. Стеблевые листья оттопыренно отогнутые, длинно заостренные. Веточные листья яйцевидные, округло-притупленные до коротко заостренных. Клетки пластинки листа с 1 папиллой. Крышечка коническая . . . . 4.
— Стеблевые листья отстоящие, односторонне отогнутые, коротко заостренные. Веточные листья острые до остроконечных. Клетки пластинки листа часто с 2—3 папиллами. Крышка с клювиком . . . . *H. heteropterum* (Bruch) B. S. G. (рис. 3).
4. Стеблевые листья оттопыренно отогнутые, внезапно длинно заостренные. Папиллы мелкие . . *H. dimorphum* (Brid.) B. S. G. (рис. 3).
— Стеблевые листья всесторонне прямо отстоящие, широко-яйцевидные, внезапно ланцетно и остро заостренные. Папиллы крупные, полушаровидные . . . . *H. papillosum* (Lindb.) Lindb. (рис. 4).

ЛИТЕРАТУРА

Абрамова А. Л., Л. И. Савич-Любицкая и З. Н. Смирнова. (1961). Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. — Бардунов Л. В. (1965). Листостебельные мхи Восточного Саяна. — Бардунов Л. В. (1969). Определитель листостебельных мхов Центральной Сибири. — Лазаренко А. С. (1941). Листяні мохи Радяньского Далекого Сходу. III. *Thuidiaceae — Brachytheciaceae*. Бот. ж. АН УРСР, 2, 2. — Allorge P. et V. (1952). Mousses récoltées par P. et V. Allorge aux îles Açores en 1937. Rev. bryologique et lichenologique, 21, 1—2. — Best G. N. (1901). Revision of the North American species of *Heterocladium*. Bull. Torrey Bot. Club, 28. — Brotherus V. F. (1923). Die Laubmoose Fennoscandias. — Brotherus V. F. (1925). *Musci* (Laubmoose). In: Engler und Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien, 2 Aufl., II. — Dixon H. N. (1904). The Student's Handbook of British Mosses, 2 ed. — Dixon H. N. (1924). The Student's Handbook of British Mosses, 3 ed. — Grout A. J. (1934). Moos Flora of North America north of Mexico. 3, 4. — Hagen I. S. 1908 (1909). Forarbejder til en norsk Løvmosflora. Kon. Norsk. Vid. Selsk. Skrift, 9. — Jensen C. (1939). Skandinaviens Bladmossflora. — Limpricht K. G. (1895). Die Laubmoose. In: Rabenhorst. Kryptogamen-Flora von Deutschland, Oesterreich und der Schweiz, IV, 2 Aufl., 2. — Lindberg S. O. (1872). Spridda anteckningar rörande de Skandinaviska mossorna. Bot. Notiser, 5. — Lindberg S. O. (1879). Musci scandinavici in systemate nova naturali dispositi. — Mönkemeyer W. (1927). Die Laubmoose Europas. In: Rabenhorst. Kryptogammen-Flora von Deutschland, Oesterreich und der Schweiz, IV, Ergänzungsband. — Müller C. (1883). Musci Tschuctschici. Bot. Centralblatt, 16. — Nyholm E. (1960). Illustrated Moss Flora of Fennoscandia. II. *Musci*, 4. — Paris E. (1904). Index bryologicus, ed. 2, 3. — Podpera J. (1954). Conspectus muscorum europaeorum. — Störmer P. (1952). New Records of Norwegian Bryophytes. II. Blyttia, 10. — Theriot (1910). *Heterocladium macounii* Best existe-t-il en Europe? Rev. bryologique, 37. — Warburg E. F. (1956). *Heterocladium macounii* Best. Transact. of the British Bryol. Soc., 3, 1. — Watanabe R. (1960). Notes on some Manchurian species of *Thuidiaceae* (1). J. Japan. Bot., 35, 9. — Wijk R. Van der, W. D. Margadant, P. A. Florschütz. (1962). Index muscorum, 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 19 VII 1971).

SUMMARY

The article considers the taxonomy of genus *Heterocladium* B. S. G., complicated by the obscureness of specific relations of European and American taxa. Determination of specific composition of the genus made it possible to staten the number of species, growing within the U. S. S. R. on one hand and to outline the borders of their areas as far as the material in posession allows it on the other.

It has been found out that *Heterocladium dimorphum* (Brid.) B. S. G., *H. heteropterum* (Bruch) B. S. G., *H. papillosum* (Lindb.) Lindb. and *H. procurrens* (Mitt.) Jaeg. grow in the U. S. S. R.

Out of those species *H. dimorphum* is widely spread in the European part, *H. heteropterum* is met with only in Southern regions, *H. papillosum* has Euroasiatic area, while *H. procurrens*, spread along the Eastern shore of North America, in Soviet Union is found on Chukotsk peninsula only. The area of *H. heteropteroides* Best and its forms is limited only by North America, while *H. heteropterum* (Bruch) B. S. G. is a European species.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.14 : 581.46 : 633.174

С. С. Татинцева

РАЗВИТИЕ ТЫЧИНКИ У *SORGHUM CAFFRORUM* JAKUSCHEV

С 1 таблицей рисунков

S. S. TATINTSEVA. DEVELOPMENT OF STAMEN IN *SORGHUM CAFFRORUM* JAKUSCHEV

В работе даются сведения о формировании пыльцевого гнезда сорго на ранних этапах его развития. Выявлено, что образование археспория начинается с первого периклинального деления в субэпидермальном слое меристематического бугорка тычинки. В образовании кольца клеток, окружающих археспорий, принимают участие клетки субэпидермального слоя, прилегающие к уже ранее разделившимся. Образование стенки пыльника происходит по центростремительному типу. Трактовка развития пыльцевого гнезда сорго представляется более правильной без применения понятий «первичный» и «вторичный» археспорий.

Формирование тычинки на ранних стадиях развития у покрытосемянных растений рассматривалось многими авторами и описывалось в многочисленных обзорах и руководствах по ботанике и эмбриологии. Еще Варминг (Warming, 1873), исследуя последовательность образования археспория в тычинках некоторых растений, указал, что в результате первого деления слоя периблемы (субэпидермального) возникают два слоя клеток, которые он назвал «Urmutterzellen des Pollens» и «Urmutterzellen der Wandzellen», т. е. материнскими клетками пыльцы и материнскими клетками стенки. Варминг считает, что первичный слой периблемы не отличается от остальных клеток бугорка и только благодаря тангентальному делению этого слоя позднее можно отличить клетки «вторичного слоя периблемы» по их крупным размерам, усиленному светопреломлению оболочек и их разбуханию.

Исследования Варминга подтвердил Коултер (Coulter, 1898), который также указал, что «благодаря первому периклинному делению гиподермального слоя образуются два слоя клеток: первичные клетки стенки и первичные спорогенные клетки».

Шнарф (Schnarf, 1927/1929), вводя понятие об археспории, разделяет его на первичный и вторичный. При делении первичный (по Шнарфу) археспорий дает париетальные и спорогенные клетки.

М. М. Лодкина (1952, 1957) считает, что в молодом бугорке отсутствует строго дифференцированный археспорий. Ею показано, что археспориальная ткань представляет собой островки верхушечной меристемы и является первичным образованием.

Магешвари в своей сводке (1954) вообще не подразделяет археспорий на первичный и вторичный, но указывает, что «археспориальные клетки делятся, образуя первичный париетальный и первичный спорогенный слой». Таким образом, этот автор использует понятие первичных спорогенных клеток.

Карниэль (Carniel, 1961), исследуя тычинку кукурузы, проводит равенство между понятиями первичный археспорий и спорогенная ткань.

Как видно, многие исследователи используют различные обозначения для одной и той же ткани, что затрудняет понимание описываемых процессов.

Различные точки зрения высказываются и относительно формирования стенки микроспорангия. На рисунках Варминга (1873), хотя он и не придавал этому значения, париетальный слой, дающий впоследствии стенку пыльника, на ранних этапах формирования тычинки выделен только со стороны эпидермиса. На более поздних стадиях развития стенки пыльника тапетальный слой, по данным автора, окружает археспориальную ткань со всех сторон. Некоторые исследователи (Schnarf, 1927/1929; Модилевский и др., 1958) считают, что стенка микроспорангия

формируется лишь со стороны эпидермиса. По данным Эсау (Esau, 1953), элементы стенки микроспорангия со стороны связника являются преобразованными клетками паренхимы. По С. Н. Коробовой (1968), у кукурузы в каждой лопасти пыльника дифференцируется тяж археспориальных клеток (диаметром в две-три клетки), а окружающие его клетки дают начало стенке пыльцевого гнезда.

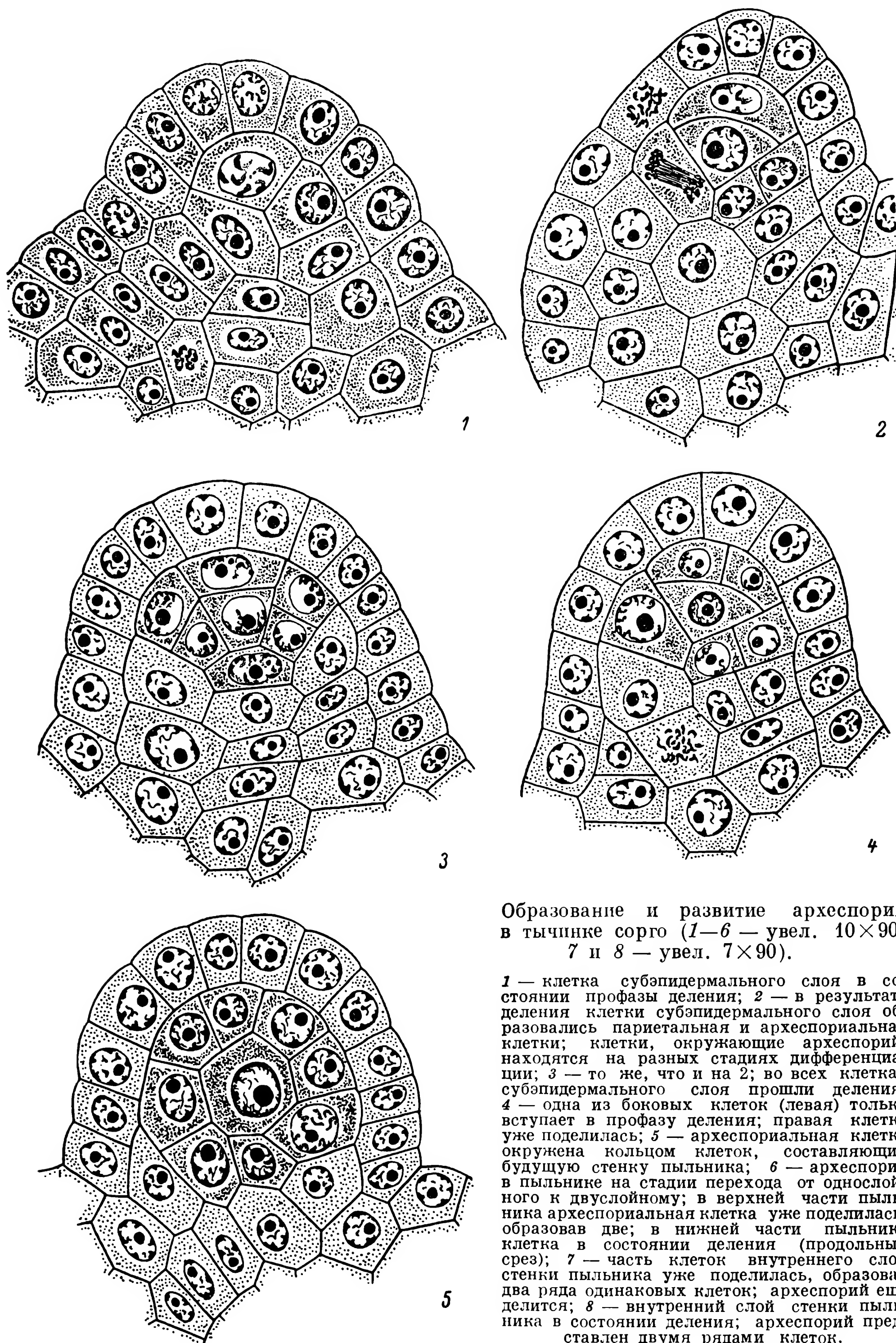
Сведения о начальных этапах развития пыльника у кукурузы можно найти в работе Карниэля (1961), который считает, что и на ранних этапах развития спорогенные клетки окружены кольцом париетальных клеток; однако он не проследил их возникновения. Исследуя развитие микроспорангия у *Triticum*, Т. Б. Батыгина и соавторы (1963) предположили, что кольцо париетальных клеток может иметь двойное происхождение. Одна часть его формируется делением париетальной клетки, производной первичного археспория, а другая — из прилегающих клеток меристемы без их делений. Авторы указанной работы предполагают также, что возможен и иной путь развития, когда париетальное кольцо образуется за счет деления париетальных клеток, отделяемых археспорием. К сожалению, они не дали рисунков, иллюстрирующих последовательные фазы развития этого слоя, в подтверждение своего предположения.

Настоящее исследование проводилось с целью изучения формирования пыльцевого гнезда сорго на ранних этапах его развития. В качестве объекта исследования был взят вид сорго *Sorghum caffrorum* Jakuschev, сорт Комбайновое Кафрское-60. Сбор материала проводился на экспериментальной базе Института ботаники АН ТССР под Ашхабадом. Фиксировались соцветия длиной от 1 см и выше до момента формирования молодых микроспор. Фиксация проводилась темпорально, через каждый час в течение суток. В качестве фиксаторов были использованы смеси Навашина и Карнуа. Окраска препаратов проводилась гематоксилином, по Гейденгайну и метилгрюн-пиронином, по Унна.

Как известно, развитие тычинки начинается с образования бугорка на зачатке цветка. Бугорок состоит из однородных меристематических клеток с густой цитоплазмой, которая содержит большое количество РНК. Ядра клеток крупные (объем 60—65 куб. микрон), расположены в центре клетки. ДНК в ядрах представлена в виде четких хроматиновых глыбок, равномерно распределенных в кариолимфе. Как правило, в ядрах находится по одному ядрышку (объем 1.5—2 куб. микрона), интенсивно красящемуся пиронином. По мере увеличения бугорка, в нем дифференцируется прокамбиальный тяж, который представлен рядом вытянутых клеток. Одновременно с возникновением клеток прокамбиального тяжа в меристеме бугорка обнаруживаются специфические клетки, о которых сообщалось ранее (Татинцева, 1967). После обособления прокамбиального тяжа на поперечных срезах через тычинку можно видеть образование четырех лопастей — будущих гнезд пыльника. Вскоре в каждой из лопастей, в продольном ряде субэпидермальных клеток, ничем не отличающихся в это время от окружающих клеток, начинаются тангентальные деления. В разультате этих первых делений образуются два тяжа клеток: наружный, прилежащий к эпидермису, и внутренний тяж — клетки археспория (см. таблицу рисунков, *1, 2*).

Следующим этапом в дифференциации пыльника сорго является образование кольца так называемых «париетальных» клеток (Батыгина и др., 1963), характерного для большинства покрытосемянных. Как видно из таблицы (*2, 3, 4*), у сорго в образовании кольца клеток, окружающих археспорий, принимают участие клетки субэпидермального слоя, прилегающие к уже ранее разделившимся. В результате деления этих боковых по отношению к археспорию клеток субэпидермального слоя и образуется кольцо. Деления этих клеток идут не одновременно. Чаще всего и раньше остальных делится в антиклинальном направлении клетка сестринская археспориальной. Вслед за ней последовательно приступают к делению прилежащие к ней клетки субэпидермального слоя (*2, 3, 4*). Были встречены также картины, когда антиклинальное деление несколько запаздывало, в то время как одна из боковых уже поделилась в периклинальном направлении (*2*). После окончания делений субэпидермальных клеток археспориальная клетка, уже несколько увеличившаяся в размерах, оказывается окруженной со всех сторон четко выраженным слоем — за-

чатком будущей стенки пыльника (*5*). Этот слой различим и на продольных срезах через пыльник (*6*). Вскоре клетки этого слоя делятся в тангентальном направлении и образуют два ряда клеток (*7*); после незначи-



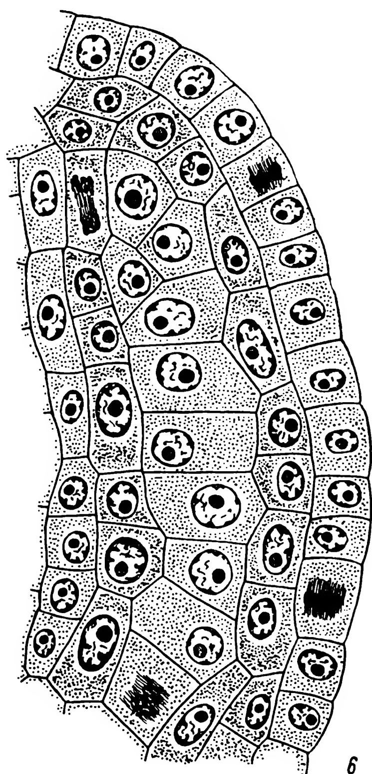
Образование и развитие археспория в тычинке сорго (*1—6* — увел. 10×90; *7* и *8* — увел. 7×90).

1 — клетка субэпидермального слоя в состоянии профазы деления; *2* — в результате деления клетки субэпидермального слоя образовались париетальная и археспориальная клетки; клетки, окружающие археспорий, находятся на разных стадиях дифференциации; *3* — то же, что и на 2; во всех клетках субэпидермального слоя прошли деления; *4* — одна из боковых клеток (левая) только вступает в профазу деления; правая клетка уже поделилась; *5* — археспориальная клетка окружена кольцом клеток, составляющих будущую стенку пыльника; *6* — археспорий в пыльнике на стадии перехода от однослойного к двуслойному; в верхней части пыльника археспориальная клетка уже поделилась, образовав две; в нижней части пыльника клетка в состоянии деления (продольный срез); *7* — часть клеток внутреннего слоя стенки пыльника уже поделилась, образовав два ряда одинаковых клеток; археспорий еще делится; *8* — внутренний слой стенки пыльника в состоянии деления; археспорий представлен двумя рядами клеток.

тельного роста клетки внутреннего слоя, прилегающего к археспорию, вновь делятся (*8*), в результате чего образуются три слоя клеток, которые в дальнейшем, дифференцируясь, дадут фиброзный, промежуточный и тапетальный слои стенки пыльника. Таким образом, образование

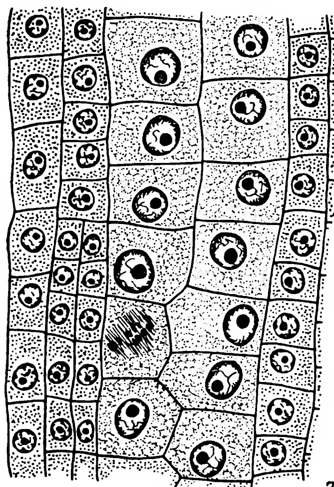
стенки пыльника сорго идет по центростремительному типу, характерному для многих представителей покрытосемянных (Модилевский и др., 1958; Carniel, 1961; Коробова, 1961; Батыгина и др., 1963).

Как мы уже отмечали, формирование пыльцевого гнезда у пшеницы изучалось Т. Б. Батыгиной и др. (1963). В их сообщении указывается, что в субэпидермальном слое меристемы тычинки дифференцируется тяж первичного археспория, состоящий из одного ряда клеток. Визуально клетки первичного археспория выделяются лишь незадолго до отделения ими клеток париетального слоя. В это время клетки первичного археспория значительно увеличиваются в своих размерах. Каждая клетка первичного археспория делится периклинально, откладывая в сторону эпидермиса клетку париетального слоя, а внутрь — спорогенную клетку; затем клетки париетального слоя делятся и образуют кольцо клеток вокруг спорогенной ткани.

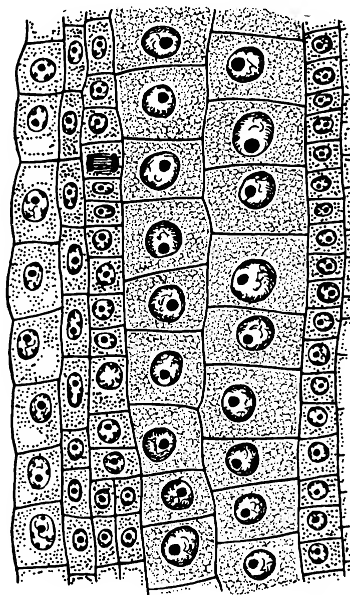


6

Из описанного следует, во-первых, что тяж первичного археспория в тычинке пшеницы представляет собой уже дифференцирующийся слой клеток в субэпидерме меристемы. На рисунке, представленном авторами (табл. I, *3*, см. Батыгина и др., 1963), клетка первичного археспория по своему состоянию, кроме крупного размера, ничем не отличается от окружающих клеток меристемы. Не представляется возможным говорить о том, что клетка увеличилась в размерах незадолго перед делением, так как показателем вступления клетки в деление прежде всего является профатическое состояние его ядра. Можно было бы указать, что археспорий у пшеницы ничем не отличается от окружающих клеток меристемы. Как указывают авторы,



7



8

клетки первичного археспория делятся и образуют париетальные и спорогенные клетки. Следовательно, спорогенные клетки являются производными первичного археспория. И если авторы выделяют первичный археспорий, то спорогенные клетки, судя по описанию, являются не чем иным, как вторичным археспорием. Таким образом, по существу (как по рисунку, так и по смыслу) получается, что первичный археспорий у пшеницы выделяется в диференцированный тяж клеток в меристеме тычинки.

Как указывалось выше, авторы выдвигают также предположение о том, что одна часть кольца образуется из окружающих клеток меристемы, а другая формируется делением париетальной клетки, производной первичного археспория. Следовательно, если исходить из данных этих авторов, в бугорке тычинки мы имеем разные типы тканей: вначале первичный археспорий, образованный им париетальный слой, спорогенные клетки и меристему, из которой формируется часть кольца париетальных клеток. Нам кажется, что вопрос о происхождении археспория и кольца париетальных клеток вокруг археспория несколько усложнен вышеуказанными авторами. Еще Варминг (1873) считал, что формирование пыльцевого гнезда начинается с деления клеток в субэпидермальном слое. Эти первые клетки он не называл археспорием, не видя в них существенных отличий от меристемы.

В результате исследования препаратов у сорго нами также не было обнаружено первичного археспория как особой ткани. Бросающееся иногда в глаза отличие в величине ядра у части клеток субэпидермального слоя, что видно и на нашем рисунке (*1*), свидетельствует лишь о начавшейся подготовке этих клеток к делению. Наши данные вполне согласуются с мнением М. М. Лодкиной (1952, 1957, 1969), которая рассматривает археспорий не как новообразование, а как продление в одном или большем числе субэпидермальных слоев активного меристематического состояния, в котором несколько ранее находился бугорок тычинки. У сорго, как указывалось выше, в образовании кольца клеток, окружающих археспорий, участвуют все клетки субэпидермального слоя, претерпевающие антиклинальные и периклинальные деления. Таким образом, в отличие от данных Т. Б. Батыгиной и др., (1963), не обнаруживших у пшеницы деления клеток «прилегающей меристемы», субэпидермальные клетки бугорка сорго делятся.

Из вышеизложенного можно сделать вывод, что субэпидермальный слой меристемы дает начало продольному ряду клеток, которые в дальнейшем станут спорогенными (сразу или претерпев одно или два деления в разных направлениях). Клетки меристемы, оставшиеся после этого деления субэпидермальными, наравне с прилегающими к ним другими субэпидермальными клетками меристемы образуют слой клеток, который окружает тяж спорогенных клеток. Деления происходят сначала в одной из клеток меристемы, находящейся в этот момент под эпидермисом (чаще всего в терминальной), а затем и в близлежащих, т. е. происходят последовательно, а не синхронно, подчиняясь собственным регуляторным механизмам внутри тычинки. Подтверждением этого могут служить картины митозов, наблюдающиеся при образовании кольца париетальных клеток.

Выводы

1. Трактовка развития пыльцевого гнезда сорго представляется более правильной, если не называть первую делящуюся клетку археспориальной и без применения понятий «первичный» и «вторичный» археспорий. Пример развития пыльцевого гнезда сорго показывает, что понятие «археспорий» целесообразнее применять лишь к внутренней из двух клеток, образующихся в результате первого периклинального деления в субэпидермальном слое лопасти пыльника.

2. Кольцо клеток, окружающих археспорий, формируется у сорго за счет антиклинальных и периклинальных делений клеток субэпидермального слоя и, возможно, других клеток меристемы пыльника со стороны связника.

ЛИТЕРАТУРА

Батыгина Т. Б., Э. С. Терехин, Г. К. Алимова, М. С. Яковлев. (1963). Генезис мужских спорангиев *Gramineae* и *Ericaceae*. Бот. ж., 48, 8. — Коробова С. Н. (1961). Эмбриологическое исследование кукурузы. Канд. диссерт. Л. — Коробова С. Н. (1968). Некоторые данные о развитии мужских и женских спорангиев у кукурузы. Рефераты докладов Всесоюзной межвузовской конференции по морфологии растений. — Лодкина М. М. (1952). О начальных этапах развития тычинки пшеницы и лилии в связи с теорией стадийного развития. ДАН СССР, 83, 4. — Лодкина М. М. (1957). Особенности развития тычинок пшеницы и лилии в связи с общей физиологией цветка. Тр. БИН АН СССР, сер. 7, 4. — (Лодкина М. М.) Lodkina M. M. (1969). Archesporium and the rhytm of the differentiation process in the meristem. Rev. cit. et biol. veg., 32, 2. — Магешвари П. (1954). Эмбриология покрытосеменных. — Модилевский Я. С., П. Ф. Оксиюк, М. И. Худяк и др. (1958). Цитоэмбриология хлебных злаков. — Татинцева С. С. (1967). О специфических клетках в тычинке сорго. Бот. ж., 52, 5. — Carniel K. (1961). Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der sporogenen Gewebes der *Gramineae* und *Cyperaceae*. 1. *Zea mays*. Öster. Bot. Z., 108, 2. — Coulter J. M. (1898). Contribution to the life history of *Ranunculus*. Bot. Gaz., 25. — Esau K. (1953). Plant anatomy. *Gramineae*. — Schnarf K. (1927—1929). Embryologie der Angiospermen. — Warming E. (1873). Untersuchungen über Pollen bieldende Phyllome und Kaulome. Bot. Abh. aus dem Geb. der Morph. und Physiolog., 2., 2.

Институт ботаники
Академии наук Туркменской ССР,
Ашхабад.

(Получено 5 X 1970).

УДК 581.4 : 581.331.2 : 582.675.3

Д. Б. Архангельский и А. Л. Тахтаджян

МОРФОЛОГИЯ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН *LEONTICE* L., *GYMNOSPERMIUM* SPACH И БЛИЗКИХ РОДОВ СЕМЕЙСТВА *BERBERIDACEAE*

С 4 таблицами рисунков (*см. в конце номера*)

D. B. ARKHANGELSKY AND A. L. TAKHTAJAN.
MORPHOLOGY OF POLLEN GRAINS OF *LEONTICE* L.,
GYMNOSPERMIUM SPACH AND ALLIED GENERA OF THE FAMILY
BERBERIDACEAE

В статье рассматриваются некоторые вопросы систематики и результаты исследования пыльцевых зерен видов и родов Барбарисовых. На основе детального исследования морфологии оболочек составлены синоптические таблицы для определения видов *Leontice* L. и *Gymnospermium* Spach, а также таблица для определения по пыльце восьми родов, относящихся по характеру апертур к одному трехбороздному типу.

Несмотря на специальную работу Кумазава (Kumazawa, 1936—1937), посвященную морфологии пыльцевых зерен *Ranunculaceae*, *Lardizabalaceae* и *Berberidaceae*, а также ряд более поздних работ, содержащих данные о пыльце барбарисовых, это семейство с палинологической точки зрения изучено явно недостаточно. Почти нет, в частности, сведений о морфологии пыльцы родов *Leontice* L. и *Gymnospermium* Spach, если не считать кратких описаний пыльцевых зерен только трех видов *Leontice leontopetalum* L., *L.* (*Gymnospermium*) *smirnovii* Trautv. (Erdtman, 1952) и *L.* (*Gymnospermium*) *darwasica* Regel (Иванова и Аветисян, 1953) и изображений пыльцы *L. smirnovii* и *L. darwasica* в рисунках.

Систематическое изучение двух родов барбарисовых, предпринятое одним из авторов этой заметки (А. Тахтаджян), привело к необходимости детального изучения морфологии их пыльцевых зерен. Для исследования были использованы экземпляры Гербария Ботанического института АН СССР, а также гербарный материал, полученный из Британского музея, из Кью, из Эдинбургского ботанического сада и некоторых других зарубежных хранилищ.

На основании наших исследований была составлена таблица для определения видов *Leontice* L. и *Gymnospermium* Spach по их пыльцевым зернам, которые по апертурам относятся к трехбороздному типу спородермы. Как видно из таблицы, все виды рода *Gymnospermium* Spach хорошо отличаются от видов рода *Leontice* L. относительно широкими бороздами по всей их длине, очень мелкой сетчатой скульптурой, заметной лишь при иммерсионном увеличении микроскопа и, как правило, крупными размерами полярной оси зерен (42.0—53.2) 56.0—67.5 мк и с экваториальным диаметром 22.4—28.0 (33.6) мк, тогда как у *Leontice* L. полярная ось 48.6—57.2 (56.0—67.2) мк и экваториальный диаметр (25.2—28.0) 30.8—36.4 мк.

Наша работа приводит к выводу, что нет достаточных оснований объединять *L. leontopetalum*, *L. ewersmannii* и *L. armeniaca* в один вид, как это сделано Куленом и Кудом (Coolen a. Cood, 1964). Они рассматривают указанные виды в ранге подвидов, что не находит подтверждения в данных палинологии. Эти три вида достаточно хорошо различаются по морфологическим особенностям и размерам пыльцевых зерен, чтобы их можно было рассматривать как хорошие виды. Особенно значительны различия в размере и форме ячей сетки, толщине экзины, экваториальном диаметре пыльцевых зерен и характере борозд.

Что касается рода *Gymnospermium*, то от всех представителей этого рода наиболее резко отличается маньчжурско-корейский вид *G. microrrhynchum*, характеризующийся чрезвычайно мелкой сетчатостью сэкзины и булавовидными столбиками. Относительно более близок к *G. microrrhynchum* среднеазиатский вид *G. albertii*. Однако от *G. microrrhynchum* он отличается более крупными зернами иногда с несколько расширенными бороздами и более крупной скульптурной сеткой. От обоих этих видов палиноморфологически хорошо отличаются *G. altaicum*, *G. odessanum* и *G. darwasicum*. Но в то же время пыльцевые зерна *G. odessanum* фактически неотличимы от пыльцевых зерен *G. altaicum*. Оба эти таксона хорошо отличаются от дарвазского эндема *G. darwasicum* как размерами, так и толщиной экзины и размерами ячей сетки. По морфологии пыльцы *G. darwasicum* явственно отличается от *G. albertii* как размерами, так и более крупной сеткой, поэтому нельзя согласиться с М. Туляганововой (1970), объединяющей эти два вида. От всех остальных видов *Gymnospermium* особенно резко прежде всего по величине пыльцевых зерен и наиболее толстой экзине отличается *G. smirnovii*, который, однако, ближе к *G. darwasicum*, но в отличие от последнего характеризуется более крупной сеткой на поверхности спородермы.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ *LEONTICE* L. И *GYMNOSPERMIUM* SPACH ПО ПЫЛЬЦЕВЫМ ЗЕРНАМ

1. Сэкзина ясносетчатая и при малом увеличении. Борозды длинные и узкие. Покровная мембрана отсутствует, столбиковый слой четко выражен даже при малом увеличении . . . . . . Род *Leontice* L.
   2. Полярная ось 53.2—67.2 мк. Борозды узкие. Ячеи сетки крупные, в очертании большей частью округлые, в основном одинаковых размеров.
      3. Пыльцевые зерна с полюса трехлопастные; очертания волнистые. Ячеи сетки от 1.0 до 2.0 мк. Экваториальный диаметр до 30.0 мк. . . . . *L. leontopetalum* (табл. I, *1—3*, *11*).

3. Пыльцевые зерна с полюса треугольно-округлые; очертания ровные. Ячеи сетки до 3.0 мк и более. Экваториальный диаметр до 36.4 мк. . . . . *L. ewersmannii* (табл. I, *4—6*).

2. Полярная ось 48.6—51.4 (60.0) мк. Борозды более широкие. Ячеи сетки мелкие, разных размеров и формы.

4. Пыльцевые зерна более крупные, полярная ось до 60.0 мк, экзина толстая, 2.8 мк. Борозды к полюсам не расширенные . . . . *L. incerta* (табл. I, *7—8*).

4. Пыльцевые зерна более мелкие, полярная ось 48.0—51.4 мк, экзина тонкая, 1.4 мк. Борозды к полюсам несколько расширенные . . . . *L. armeniaca* (табл. I, *9—10*).

1. Сэкзина почти гладкая, реже, при больших увеличениях, с неясно выраженной и очень мелкой сетчатостью. Борозды широкие. Надпокровная мембрана хорошо выражена, столбиковый слой незаметен . . . . Род *Gymnospermium* Spach.

5. Края борозд волнистые и при малом увеличении. Столбиковый слой относительно отчетливо выражен. Столбики булавовидные . . . *G. macrorhynchum* (табл. II, *1—2*).

5. Края борозд ровные или реже, при большом увеличении, волнистые. Столбиковый слой менее ясно выражен. Столбики иной формы.

6. Полярная ось 61.0—67.5 мк, экзина до 3.0 мк толщины. Сетка обычно более крупная, ячеи до 2.5 мк в диаметре . . . . *G. smirnovii* (табл. II, *3—5*).

6. Полярная ось от 42.0 до 60.0 мк, редко до 65.0 мк. Экзина до 1.5, редко до 2.8 мк толщины. Сетка при малом увеличении практически незаметна.

7. Полярная ось 42.0—50.4 мк, борозды 22.4 мк длины и 2.8 мк ширины . . . . *G. albertii* (табл. I, *12*; табл. II, *6*, *7*, *9*).

7. Полярная ось 50.0—65.0 мк, борозды 42.0—48.0 мк длины и до 1.5 мк ширины.

8. Экзина до 1.5 мк толщины, борозды 42.0 мк длины, полярная ось 50.0—52.0 мк, экваториальный диаметр 25.0—28.0 мк, скульптура очень мелкосетчатая, заметная лишь при большом увеличении . . . . *G. altaicum* (табл. II, *10—12*) и *G. odessanum* табл. I, *13—14*).

8. Экзина 2.8 мк толщины, борозды 47.6 мк длины, полярная ось 58.0—65.0 мк, экваториальный диаметр 22.0—25.0 мк, ячеи сетки более крупные, до 1.5 мк в диаметре . . . . *G. darwasicum* (табл. II, *8*, *13*, *14*).

По типу апертур пыльца родов *Leontice* и *Gymnospermium* составляет одну группу с пыльцой *Caulophyllum* Michx., *Bongardia* C. A. Mey., *Epimedium* L., *Vancouveria* C. Morr. et Decne., *Achlys* DC., *Jeffersonia* Bart. Пыльца же остальных родов (*Berberis* L., *Mahonia* Nutt. и *Ranzania* T. Ito) представляет собою совершенно другие типы — спиральнобороздный, слитнобороздный (табл. IV, *1—5*) и руговый (Ikuse, 1956).

Наиболее близки к *Leontice* и *Gymnospermium* по большому числу морфологических признаков спородермы роды *Caulophyllum* и *Bongardia*, с одной стороны, и *Epimedium* и *Vancouveria* — с другой. Пыльца последних двух родов при общем сетчатом характере скульптуры спородермы отличается значительно более мелкими размерами и более сферическими очертаниями оболочек. Пыльцевые зерна родов *Achlys* и *Jeffersonia* наряду с мелкими размерами резко отличаются также совершенно особым струйчатым типом скульптуры.

Установленные резкие отличия пыльцевых зерен в пределах одного трехбороздного типа позволили нам составить следующую таблицу:

1. Экзина 4.8 мк толщины, размер зерен 48.0—54.0×46.0—48.0 мк. Головки столбиков не образуют на поверхности определенного рисунка (сетчатость в процессе формирования) . . . . *Bongardia* (табл. III, *9—11*).
1. Экзина менее 3.0 мк толщины, размер зерен 42.0—67.0×25.0—37.0 мк или 24.0—27.6 (32.4)×13.2—19.2 (26.4—31.2) мк, скульптура сетчатая или струйчатая.
  2. Скульптура крупно- или мелкосетчатая, экзина до 2.4 мк толщины.
    3. Мембраны борозд крупнозернистые, лакуны ячей 0.6 мк в диаметре.
      4. Пыльцевые зерна 28.0—32.4×25.2—27.6 мк, мезокольпиум до 18.0 мк, борозды 3.0—3.6 мк в ширину . . . . *Epimedium* (табл. IV, *11—13*).
      4. Пыльцевые зерна 30.0×24.0 мк, к полюсам слабо заостренные, мезокольпиум до 10.8 мк, борозды менее 2.5 мк в ширину . . . . *Vancouveria* (табл. IV, *16*, *17*).
    3. Мембраны борозд гладкие, лакуны ячей от 1.0 мк и более в диаметре.
      5. Сэкзина почти гладкая, реже, при больших увеличениях, с неясно выраженной и мелкой сетчатостью. Борозды широкие, надпокровная мембрана хорошо выражена, столбиковый слой незаметен . . . . *Gymnospermium* (табл. I, *12—14*; табл. II, *1—14*).
      5. Сэкзина ясносетчатая и при малых увеличениях. Борозды длинные и узкие, надпокровная мембрана отсутствует или очень тонкая.
        6. Пыльцевые зерна 48.0—68.0×25.0—30.0 (37.0) мк, сетка узкая или широкая (*L. ewersmannii*), лакуны мелкие и крупные, ячеи сетки разных и одинаковых размеров . . . . *Leontice* (табл. I, *1—11*).
        6. Пыльцевые зерна 42.0—47.0×35.0—51.8 мк, сетка широкая, 1.2—1.8 мк, лакуны ячей чаще крупные, до 4.2 мк в диаметре, в стенках крупных ячей имеются мелкие лакуны до 0.6—0.9 мк в диаметре . . . . *Caulophyllum* (табл. III, *1—8*).
  2. Скульптура струйчатая, экзина 1.2—1.5 мк толщины.
        7. Пыльцевые зерна 27.6—32.4×30.0—31.2 мк, борозды широкие до 4.8 мк по всей их длине, апокольпиум 3.6 мк, мезокольпиум 14.4—15.6 мк, скульптура тонкоструйчатая, слаборельефная . . . . *Jeffersonia* (табл. III, *12*; табл. IV, 6—10).
        7. Пыльцевые зерна 24.0—28.8 (31.2)×13.2—16.8 (19.2) мк, борозды узкие, 1.2—1.8 мк ширины, апокольпиум 7.2 мк, мезокольпиум 7.2 мк, струйчатая скульптура более рельефная . . . . *Achlys* (табл. IV, *14—15*).

В заключение следует отметить, что данные по морфологии пыльцы не находятся в противоречии с новейшими сведениями о строении черешка листьев барбарисовых (Архарова и Зубкова, 1969) и подтверждают необходимость трактовки этого семейства в узком объеме.

Нами был исследован следующий материал:

1. **Leontice armeniaca** Boiv.

1. Iraq: Iraqi Desert, J. C. Archibald, 1097 (E).
2. Iran. Fars: W. of Shiraz, J. C. Archibald, 1365 (E).
3. Iran, W. Kordestan, M. Jacobs, 6548 (W).
4. Afghanistan, Herab Zalhem, H. F. Neubaner, 4795 (W).
5. Afghanistan, Kushk, M. Köie, 3559 (W).
6. E. Persia: Khorasan, K. H. Rechinger, 33174 (W).

2. **Leontice ewersmannii** Bunge

1. Сыр-Дарьинская обл., ст. Арысь, Н. А. Димо, И. И. Спрыгин и И. А. Шульга, 955 (LE).
2. Казахстан, перевал Курдай, Фетисов (LE).
3. Iran. Luristan, W. N. Koelz, 17123 (W).
4. Afghanistan, J. E. T. Aitchison, 1003 (K, LE).
5. Afghanistan, Qala Nau, M. Köie, 3535 (W).
6. Inter Dengere et Jacugtoda, 31884, A. Regel (LE).

3. **Leontice incerta** Pall.

1. Ad ripas fluvii Ili, A. N. Krassnow (LE).
2. Близ Индерского озера, 1041870 С. М. Смирнов, 111 (LE).

4. **Leontice leontopetalum** L.

1. Prope Athenas, Th. G. Orphanides, 48 (LE).
2. Близ Индерского озера, 1041870 С. М. Смирнов, 111 (LE).
3. Palaestina: Dera, F. S. Meyers et J. E. Dinsmore, 6842 (E).
4. Palaestina: Jasr-us-Sir, 29 2 1936, J. E. Dinsmore (E).
5. Iraq, between Abu Jisra and Baguba, N. Polunin et al., 42 (E).
6. Iraq: Baguba, Khakhin Road, R. W. Haines, 106 (E).
7. Iraq. Abu Ghraib, E. D. a. F. A. Barkley, 628 (W).
8. Iraq. Hamam Ali, Anders, 1034 (W).
9. Germencik (Aydin), A. a. T. Baytop, 10739 (E).
10. Turkey: Prov. Ankara, N. a. of Tuz Gölu, Davis a. Hedge, 26293 (E).
11. Turkey: Cevizli, K. M. Guichard, 3262 (E).
12. Turkey: Istanbul (Eur.), H. Demiriz, 4263 (E).
13. Mesopotamia: Quizil Robat, G. K. Sutherland, 132 (W).
14. Syria. S.-W. of Hussetche, 29 4 1933, A. Eig a. M. Zohary (HUJ).
15. Lebanon: Baalbek District, H. N. Nicolson, 1740 (W).
16. Cyprus, 7 1903, A. G. a. M. E. Lascelles (K).
17. Fl. of Gallipoli. Cape Helas, R. Kett, 20 (K).
18. Fl. Bulgarica exsic. Хасковско-край села Маточина, 13 4 1964, Цв. Хинкова (SOM).

5. **Gymnospermium albertii** (Regel) Takht.

1. Семиреченская обл., Верненский у., В. Д. Городецкий, 14 (LE).
2. Таджикистан, ущ. Кандара, Ф. Л. Запрягаев, 90 (LE).

6. **Gymnospermium altaicum** (Pall.) Spach

1. Каз. ССР, окр. Алма-Аты, 16 5 1934, М. Г. Попов (LE).
2. Алтай, окр. Риддерского рудника, Politoff, 1 (LE).
3. Алтай, с. Шемонаха, на Мохнатой сопке, 26 4 1901, П. Крылов (LE).

7. **Gymnospermium darwasicum** (Regel) Takht.

1. Darwas, Mussa, pr. Schikai ad fl. Pandsch infra Kolaichum, 15 3 1883, A. Regel (LE).
2. Южн. Таджикистан, А. Л. Тахтаджян и Н. С. Морозова, 53 (LE).

8. **Gymnospermium microrrhynchum** (S. Moore) Takht.

1. Mukden to Yaloo River, N. China, J. Webster, 98 (K).

9. **Gymnospermium odessanum** (DC.) Takht.

1. Prope Odessa, G. Borowikow et W. Rothert, 4811 (LE).
2. Одесса, 4 1969, В. К. Коломиец (живой материал).

10. **Gymnospermium smirnovii** (Trautv.) Takht.

1. Kahetia, prope Lagodechy, S. Mlokossjewicz, 84 (LE).

ЛИТЕРАТУРА

Архарова К. Б. и И. Г. Зубкова. (1969). Анатомическое строение черешка в семействе *Berberidaceae* Jussieu. Бот. ж., 8 : 98—103. — Иванова А. В. и Е. М. Аветисян. (1953). О нектарниках и микроспорах семейства барбарисовых. ИАН Арм. ССР, 6 (9) : 33—44. — Комаров В. Л. (1908). Критический обзор видов рода *Epimedium* L. Введение к флорам Китая и Монголии : 125—151. Тр. Имп. С.-Петерб. бот. сада, 29 (1) : 1—179. — Морфология пыльцы растений Китая. (1960). Пекин (на кит. яз.). — Тахтаджян А. Л. (1970). О роде *Gymnospermium* Spach. Бот. ж., 8 : 1191—1193. — Туляганова М. (1970). *Berberidaceae* Средней Азии и их роль в растительном покрове. Автореферат канд. диссерт. — Coolen J. a. M. J. E. Coode. (1964). Materials for a flora of Turkey: IX. *Berberidaceae.* Notes from the Royal Bot. Gard. Edinburgh, 26 (1) : 35—42. — Erdtman G. (1952). Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. — Ikuse M. (1956). Pollen grains of Japan. — Kumazawa M. (1936—1937). Pollen grains morphology in *Ranunculaceae, Lardizabalaceae* and *Berberidaceae.* Jap. J. Bot., 8 (1) : 19—46. — Stearn W. T. (1938). *Epimedium* and *Vancouveria* (*Berberidaceae*) a monograph. J. Linn. Soc. Bot., 51 (340) : 409—534.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 12 VII 1971).

УДК 581.9 : 582.542.1 (471.63)

В. Г. Танфильев и В. Н. Кононов

О РАСПРОСТРАНЕНИИ КОВЫЛЕЙ В СТАВРОПОЛЬСКОМ КРАЕ

С 5 рисунками

V. G. TANFILYEV AND V. N. KONONOV.
ON THE SPREADING OF *STIPA* IN STAVROPOL REGION

В Ставропольском крае изучались сравнительно хорошо сохранившиеся значительные площади целинных степей. На них растут 11 видов ковылей. Из них 4 вида приурочены к окраинным частям Ставрополья: *Stipa sareptana* A. Beck. и *S. caspia* C. Koch — к северо-востоку края, *S. borysthenica* Klok. ex Prokud. — к востоку и *S. caucasica* Schmalh. — к горной части. *S. dasyphylla* (Lindem.) Trautv. растет только на Ставропольской возвышенности, *S. longifolia* Borb., кроме того, и в предгорьях. *S. lessingiana* Trin. et Rupr. и *S. ucrainica* P. Smirn. приурочены к равнине и к склонам Ставропольской возвышенности. Большой ареал и высотный диапазон имеет *S. pennata* L., и еще шире распространены, от Приэльбрусья до равнины, *S. capillata* L. и *S. pulcherrima* C. Koch.

В связи с составлением карты растительности Ставропольского края возник вопрос о распространении по краю видов ковылей и их роли в образовании растительного покрова. Известно, что ковыли, будучи характерными представителями целинных степей, чутко реагируют на изменения природных условий и на хозяйственное воздействие человека.

Вместе с тем ковыли являются руководящими растениями для различных типов степей. Одни из них характеризуют ксерофильные варианты степей, другие, напротив, служат показателями мезофильных луговых степей. В связи с этим ковыли используются в качестве основы при классификации растительного покрова.

В Ставропольском крае, который простирается от Прикаспийской низменности и Манычской впадины до водораздельного гребня Главного Кавказского хребта, имеются значительные площади сравнительно хорошо сохранившихся целинных степей. В этих степях ковыли нередко составляют основу растительного покрова.

В районе сухих степей Приманычья имеются большие массивы целинных ковыльно-типчаковых степей, в травостое которых господствуют ковыли Лессинга и украинский (рис. 1).

На большей части Ставропольской возвышенности в плакорных условиях и на многих сухих склонах Прикалаусских, Бешпагирских и Ставропольских высот и в ряде других мест распространен ковыль Лессинга. На сохранившихся целинах этот ковыль нередко составляет основу ковыльно-типчаково-разнотравных степей (рис. 2).



Рис. 1. Ковыльно-типчаковая степь в Приманычье со *Stipa lessingiana* Trin. et Rupr. и *S. ucrainica* P. Smirn.

В ряде мест Ставропольской возвышенности (склоны Прикалаусских и Ставропольских высот, горы Стрижамент и Недреманная) обильным компонентом ковыльно-типчаково-разнотравных степей является ковыль красивейший (рис. 3).

Довольно много данных о распространении ковылей имеется в работах И. В. Новопокровского (1927) и А. А. Гроссгейма (1939). Некоторый материал приводится и другими авторами (см. «Литература»). Нами, кроме печатных источников, были использованы 3 рукописи, содержащие довольно существенные данные о некоторых видах ковыля: 1) И. В. Каменецкая «Заметки по флоре низовьев Терско-Кумского междуречья и список растений» (по работам 1953—1956 гг.); 2) Р. Ф. Курочкина «Растительность Черкесской автономной области и ее кормовое значение», 1953 г.; 3) И. А. Шульга, И. В. Новопокровский и А. Н. Богданов «Отчет о результатах почвенного, геоботанического и культуртехнического обследования трестированных совхозов Северо-Кавказского края. Совхоз № 10», 1927 (в тексте везде делаются ссылки на соответствующих авторов).

Ниже дается краткий обзор распространения в Ставропольском крае 11 видов *Stipa,* обитающих на его территории. Бóльшая часть приводимых данных оригинальная и собрана авторами статьи. В. Н. Кононов экскурсировал главным образом в Тебердинской долине и близ Ставрополя, а В. Г. Танфильев — по Б. Зеленчуку (ст. Исправная) и в Янкульской котловине и ее окрестностях; оба они в течение последних 10 лет участ-

вовали в экспедициях Ставропольского ботанического сада и объездили весь Ставропольский край. Ссылки на этих двух авторов в тексте не делаются (при отсутствии ссылок подразумеваются именно они). Распространение 10 видов ковыля показано на прилагаемых картах (рис. 4 и 5).

Stipa capillata L. — ковыль волосатик распространен по всему краю. Он отсутствует только в горно-лесных районах по верхнему течению Б. Лабы, Урупа и Б. Зеленчука. Восточнее он проникает в горы до северной части Тебердинского заповедника и до приэльбрусских аулов Картджюрта и Хурзука.

Stipa caucasica Schmalh. — ковыль кавказский, известен из 5 пунктов: 1) на скалах при впадении р. Джемагат в Теберду, 2) близ города Карачаевска, 3) около Пятигорска (Гроссгейм), 4) на южном склоне



Рис. 2 Ковыльно-типчаково-разнотравная степь на Бешпагирских высотах со *Stipa lessingiaan* Trin. et Rupr.

Боргустанского хребта севернее Кисловодска, 5) к юго-востоку от Кисловодска на склоне долины р. Кич-Малки (Гроссгейм).

Stipa dasyphylla (Lindem.) Trautv. — Ковыль опушеннолистный — вид редкий, встреченный в окрестностях Ставрополя (поляны Бучинка, Новомарьевская и г. Недреманная), южнее с. Бешпагир близ Жирной горы, на Прикалаусских высотах около истоков р. Томузловки и к юго-востоку от с. Круглолесского. В двух местах были собраны растения с более узкими, чем у типичной формы, листьями. И. В. Новопокровский обозначил эти растения как переходные между *S. dasyphylla* Trautv. и *S. ucrainica* Smirn. (И. А. Шульга, И. В. Новопокровский и А. Н. Богданов).

Stipa joannis Čelak. (*S. pennata* L.) — ковыль перистый, является растением песчано-каменистых мест и маломощных черноземов, подстилаемых каменными породами. Распространен он там, где есть соответствующий субстрат, а именно на Ставропольской возвышенности, в горах и предгорьях. В местах выхода на поверхность лёсовидных суглинков или майкопских глин он отсутствует. На юге ареала заселяет южный склон Скалистого хребта (от Бермамыта до окрестностей станиц Сторожевой и Преградной); в приэльбрусском районе он проникает далеко в горы, до северной части Тебердинского заповедника и аула Хурзук на верхней Кубани.

Stipa lessingiana Trin. et Rupr. — ковыль Лессинга, самый массовый вид ковыля в Ставрополье; он отсутствует лишь на большей части Карачаево-Черкессии и вообще в юго-западной части края и очень редок на высших массивах Ставропольской возвышенности (на Прикалаусских

высотах, на Ставропольском плато и горах Недреманной и Стрижаменте). На юге его ареал простирается за железнодорожной магистралью. Самые южные его местонахождения следующие: 1) склоны террас Кубани и Б. Зеленчука в северной части Карачаево-Черкессии (Р. Ф. Курочкина), 2) южные склоны в 10 км к юго-востоку от г. Невинномыска, 3) пологие склоны различной экспозиции близ хут. Веселого к юго-западу от ж.-д. станции Нагутской, 4) близ р. Кумы к северо-западу от Пятигорска (Гроссгейм), 5) крутые склоны долины р. Куры между станицами Новопавловской и Марьинской.

Stipa pulcherrima C. Koch — ковыль красивейший, нередко растет на черноземных степях при плакорных условиях, но чаще встречается на



Рис. 3. Ковыльно-типчаково-разнотравная степь на Ставропольских высотах (западный склон к Сенгилеевскому озеру) со *Stipa pulcherrima* C. Koch и *S. lessingiaan* Trin. et Rupr.

каменистых маломощных почвах склонов. Особенно много его в предгорьях и на Ставропольской возвышенности. Отсюда он спускается и на равнину, но его обилие при этом сильно уменьшается. В южной части края ковыль красивейший заселяет Меловую гряду предгорий и Скалистый хребет, особенно их крутые южные склоны. В Приэльбрусье он проникает на южные и восточные безлесные склоны отрогов Бокового хребта в долинах рек Аксаута, Теберды, Доута и Кубани (на высоте большею частью около 1700—2100 м над ур. м.).

Stipa borysthenica Klok. ex Prokud. (*S. sabulosa* [Pacz.] Sljussar.) — ковыль днепровский, обильно растет на Терском песчаном массиве. К северу он редеет. На Величаевских песках является редкостью. Но к северу от Маныча он еще встречается в западной части Состинского участка на песчаной степи. И. В. Новопокровский приводит этот вид для хорошо сохранившегося первобытного растительного покрова (в пределах бывшей Степан-Бугорской дачи). Однако в настоящее время он обильно растет при явно вторичных условиях рельефа на бугристых песках и, в частности, в заросших котловинах выдувания (на территории овцесовхозов Моздокского № 7 и Моздокского № 8).

Stipa sareptana A. Beck. — ковыль сарептский, растет в долине Маныча, восточнее с. Дивного и вдоль р. Кумы на древней ее террасе к востоку и северо-востоку от с. Владимировки.

Stipa longifolia Borb. (*S. stenophylla* Czern. ex Zalesski) — ковыль узколистный, распространен умеренно. На Ставропольской возвышенности при плакорных условиях он встречается лишь единично или очень рас-

сеянно. Но на северных и вообще теневых склонах он кое-где преобладает и достигает большого обилия. У своего южного предела — к западу от г. Черкесска и к северу от ст. Исправной, этот вид переходит с северных на южные склоны. Указание Е. В. Шифферс о произрастании его еще южнее, вблизи ст. Сторожевой, несмотря на тщательные поиски, не подтвердилось.

Stipa caspia C. Koch (*S. szowitsiana* Trin.) — ковыль каспийский, известен из двух местонахождений: 1) вне Ставропольского края, но недалеко от его границы — в понижениях среди бугристых песков в средней части Кумского песчаного массива (И. В. Каменецкая) и 2) на территории совхоза Турксад Левокумского района к юго-западу от фермы Арбали.

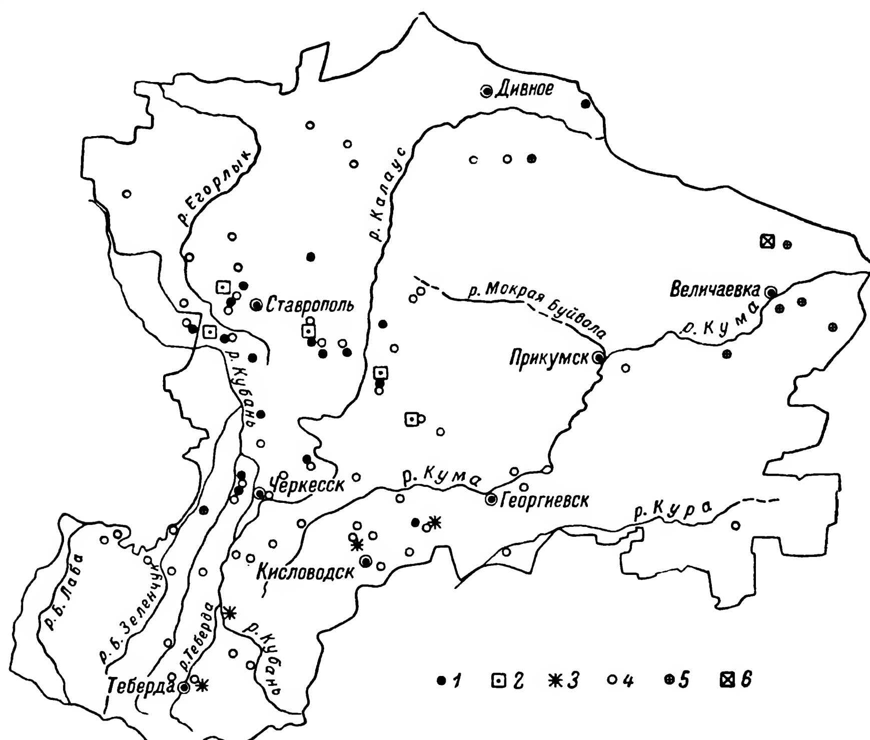


Рис. 4. Карта распространения видов ковыля в Ставропольском крае.

*1 — **Stipa longifolia*** Borb.;[1] *2 — S. dasyphylla; 3 — S. caucasica; 4 — S. pulcherrima* C. Koch; *5 — S. sareptana* A. Beck.; *6 — S. caspia* C. Koch.

Stipa ucrainica P. Smirn. — ковыль украинский, встречается как на степном плато, так и на сухих склонах; растет и на нормальных и на солонцеватых почвах, а также на глубоких солонцах. Более всего он распространен в самых сухих районах края и там, где степи распаханы не полностью, а именно в северной и восточной частях края, а также в Янкульской котловине (к югу и юго-востоку от Ставрополя). На более высоких массивах Ставропольской возвышенности он отсутствует. Южнее ж.-д. магистрали Невинномысск — Георгиевск он также, по-видимому, не идет. Самыми южными местонахождениями являются г. Невинномысск и северо-восточные окрестности г. Георгиевска (Гроссгейм). В районе обоих этих пунктов ковыль украинский растет и в настоящее время. В Янкульской котловине и севернее (балки Горькая, Пятая, Котел) вместе с ковылем украинским постоянно встречаются растения, у которых опушенная полоска на зерновке доходит до основания ости. Такие растения могли бы быть определены как *Stipa pontica* P. Smirn., но они ничем больше не отличаются от типичного ковыля украинского.

---

[1] В последнее время выяснено, что приоритетным названием этого вида является *S. tirsa* Stev. emend. Čelak. (Martiñovsky и Skalicky, 1969, Preslia 41, 4 : 327—341).

В распространении ковылей по Ставропольскому краю наблюдаются известные закономерности (см. карты). Ковыль сарептский и каспийский встречаются только в крайней северо-восточной части края (Приманычье, Прикаспийская низменность).

Ареалы ковылей Лессинга и украинского приурочены к равнине и к склонам Ставропольской возвышенности, они отсутствуют в предгорье и высокогорье.

Ковыли перистый и красивейший — растения сравнительно влаголюбивые и распространены в наиболее влажных районах края: от лесостепи Ставропольской возвышенности (ковыль красивейший заходит несколько севернее лесостепи) на севере до субальпийских высот Бокового хребта

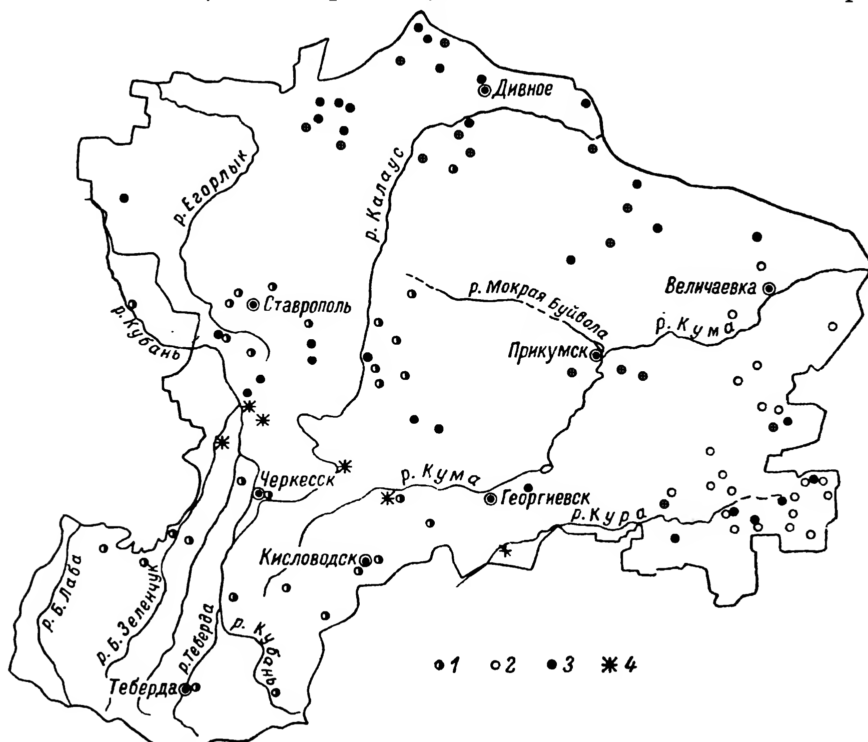


Рис. 5. Карта распространения видов ковыля в Ставропольском крае.

1 — *Stipa joannis* Čelak.; 2 — *S. borysthenica* Klok. ex Prokud.; 3 — *S. ucrainica* P. Smirn.; 4 — *S. lessingiana* Trin. et Rupr. (южн. предел).

на юге. Вместе с тем эти ковыли имеют самый большой высотный диапазон по сравнению с другими ковылями.

Ковыль узколистный встречается в районах лесостепи Ставропольской возвышенности и Пятигорья, доходя на юге до северных отрогов Второй (Меловой) гряды предгорий Северного Кавказа. Странно, что этот ковыль один из наиболее влаголюбивых, отсутствует в более влажной горной части края.

Ареал ковыля кавказского целиком находится в горной (предгорной и высокогорной) части края.

Ковыль опушеннолистный — очень редкое растение и встречается только в наиболее возвышенной (лесостепной) части Ставропольского плато (район Ставрополя, Бешпагирские и Прикалаусские высоты).

ЛИТЕРАТУРА

Вернандер Т. Б. (1946). Растительный покров Бештаугорского лесопарка. Уч. зап. МГУ, 97. — Гроссгейм А. А. (1939). Флора Кавказа. 2-е изд., 1. — Каменецкая И. В. (1956). О некоторых флористических находках в Терско-Кумских песках. Бюлл. МОИП, отд. биол., 61, 3. — Новопокровский И. В. (1927). Растительность Ставрополья. — Шифферс Е. В. (1953). Растительность Северного Кавказа и его природные кормовые угодья.

(Получено 17 XI 1971).

УДК 582.725 : 581.9+582+581.5 (479)

И. С. Сафаров

ЖЕЛЕЗНОЕ ДЕРЕВО *PARROTIA PERSICA* С. А. М.

(ИСТОРИЯ, ГЕОГРАФИЯ, СИСТЕМАТИКА И БИОЛОГО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ)

С 5 рисунками

I. S. SAFAROV. IRONWOOD *PARROTIA PERSICA* C. A. M. (HISTORY, GEOGRAPHY, TAXONOMY AND BIOECOLOGICAL PECULIARITIES)

Сообщается об истории, географии и систематике железного дерева, характеризуются его биолого-экологические особенности, а также типология железняковых лесов. Освещаются результаты географических опытов по выращиванию железного дерева. Излагаются данные о фенологических наблюдениях и народнохозяйственном значении. Рекомендуется широкое использование железного дерева в озеленительных и фитомелиоративных целях.

Современный ареал железного дерева простирается по юго-западному побережью Каспийского моря и примыкающим к нему склонам Эльбурса (Иран) и Талыша (СССР).

Характерной чертой горной системы Эльбурса и Талыша является ступенчатое расположение параллельных хребтов, последовательно возвышающихся друг над другом; при этом приморская низменность находится ниже уровня океана на 22—26 м, а водораздельные хребты в Иране достигают 4850—5670 м над ур. м. (г. Тахта-Сулейман, Демавенд), в Талыше — 2433—2477 м (г. Кызюрды, Кемюркей). Благодаря указанным особенностям орографии влажные воздушные потоки, приходящие со стороны Каспия, задерживаются в основном на низменности, на склонах передовых хребтов, где выпадает 1200—2000 мм осадков в год, в то время как на водораздельных хребтах осадков выпадает в 4—5 раз меньше. Наибольшее количество осадков приходится на ареал произрастания железняковых лесов. Благоприятен здесь также и термический режим — среднегодовая температура равняется 14—15°, тогда как на высоте 1100—1200 м уменьшается до 9—10°, а на водоразделе она еще ниже.

В иранской части ареала при среднеянварской температуре +6.3° абсолютный минимум не превышает —6°, а в Талыше он доходит до 16° мороза. На высоте 1100—1200 м над ур. м. средняя температура января составляет 0°, а абсолютный минимум —28°. Своеобразно также распределение суммарной радиации. Согласно Э. М. Шихлинскому (1969), в ленкоранской низменности она составляет 130 ккал/см^2, на высоте 1000 м — 135 ккал/см^2, а на высоте 2000 м 140—145 ккал/см.^{2} Величина испаряемости в низменности (20 м ниже ур. м.) составляет 850 мм в год, а на высоте 1100 м — 671 мм.

Таким образом, здесь создается несколько климатических поясов — от влажного субтропического гирканского (приморского) до высокогорного, резко континентального нагорно-степного, диабарского. По климатическим условиям южная часть ареала железного дерева напоминает климат Колхиды, отличаясь от последней продолжительными летними засухами, свойственными климату Средиземного моря (Фигуровский, 1926).

В сем. *Hamamelidacaeae*, к которому принадлежит железное дерево, входят 19 родов (с 55 видами), распространенных преимущественно в субтропиках и тропиках; многие виды близкого рода *Altingia* широко распространены во влажнотропических лесах Юго-Восточной Азии. Ан. А. Федоров (1960) указывает, что расамала *Altingia excelsa* является доминирующей древесной породой в горнотропических лесах Индонезии (заповедник Чибодас). Другие виды этого рода широко представлены в тропических лесах Китая, например *A. chinensis* Oliv., *A. obovata* Meer

et Chin. Все виды *Altingia* — вечнозеленые деревья, достигают 60—62 м высоты. Характер распространения видов *Altingia* еще раз доказывает флористическую связь между лесами Юго-Восточной Азии и Гирканской провинции Эльбурса (Федоров, 1958; Сафаров, 1960, 1962а, б).

В прошлые геологические эпохи представители этого семейства были распространены гораздо шире, чем теперь. Например, в эоцене и миоцене виды рода *Parrotia* произрастали в Европе, в Северной Америке и в других частях света. Так, в миоценовых отложениях Европы обнаружены *Parrotia pristina* (Ett.) Stur. и другие виды (Гроссгейм, 1940; Ильинская, 1959).

В составе сарматской флоры (Молдавская ССР) Т. А. Якубовская (1955) приводит *P. persica* и другие растения, характерные для современной гирканской флоры.

И. А. Ильинская (1959) указывает на значительное распространение в верхнемеловой флоре Закарпатья (гора Повитрула) *P. pristina*. Спутниками этого исчезнувшего вида были *Gleditschia allemanica* Heer и другие представители родов, сохранившихся в современных железняковых формациях Талыша. В этом смысле заслуживает внимания также общность внеярусных растений, например *Hedera helix* L., *H. pastuchovii* Woronow и других. В этот период (верхний мел) распространение *Parrotia* достигало наибольшего развития, когда ее ареал простирался от Франции (на западе) до Нахичевани (на востоке). Несмотря на такое обширное распространение рода *Parrotia*, к плейстоцену все его виды, за исключением *P. persica*, полностью вымерли.

А. А. Гроссгейм (1940), касаясь истории железного дерева, писал: «Таким образом, этот несомненный реликт древнейшего периода нашей флоры является реликтом географическим, напоминающим даже адаптивные реликты». В другой работе он отмечает (Гроссгейм, 1960), что «у этого дерева нет, как у дуба *Q. castaneifolia* C. A. M., родственников на севере, и его ближайшие родичи (имеется в виду на уровне семейства, — *И. С.*) живут в Гималаях, в Китае, в Северной Америке».

Следовательно, железное дерево не имеет родовых связей не только во флорах Юго-Восточной Азии, Кавказа (в частности Колхиды) и других, но также изолированно стоит и в самой гирканской флоре. Этот оригинальный вид впервые был описан в 1830 г. под названием *Hamamelis persica* DC., а в 1831 г. К. А. Мейер присвоил ему имя профессора физики Дерптского университета Фридриха Паррота.[1] В отличие от других реликтов гирканской флоры — дуба каштанолистного, дзельквы, инжира и других, образующих целый ряд форм, — железное дерево не проявляет признаков полиморфизма. Русское название железного дерева — дословный перевод с азербайджанского «демир-агач» (демир — железо, агач — дерево).

«Железное дерево достигает 20—22 м при диаметре ствола от 40 до 60 см. Ствол редко бывает правильной формы, он, как правило, ребристый с заметными желобообразными углублениями. Резко выраженная ребристость и желобчатость ствола у ряда древесных видов различных семейств — обычное явление во влажнотропических лесах Цейлона (Федоров, 1960). Листья разнообразной формы и размеров, на коротких черешках. Пластинка листа кожистая, при основании яйцевидная, реже клиновидная, иногда продолговатая, овальная, цельнокрайняя. Весной листья ярко-зеленые, с узкой красноватой каймой, которая постепенно, по мере развития листа, исчезает. В конце вегетации, в сентябре—октябре, листья окрашиваются в ярко-красные, фиолетовые, лимонно-желтые и другие тона.

Цветки обоеполые, на коротких цветоножках, обернутые широкими перепончатыми яйцевидно-овальными прицветниками. Чашечка колокольчатая, с 5—7 долями. Тычинок 6—7, пыльники красные и темно-красные. Завязь полунижняя или нижняя, двухгнездая, гнезда односемянные. Плод — округло-овальная, деревянистая коробочка 10—

---

[1] Friedrich Parrot родился в 1791 г. в г. Карлсруэ (Баден), эмигрировал в Россию, жил в Дерпте, умер в 1841 г.

15 (16) мм длины, семена светло-коричневые, созревающие к концу лета, растрескивание коробочки происходит со значительной силой, в связи с чем семена разбрасываются далеко в стороны. Цветочные почки темно-бурые, яйцевидной формы, крупнее ростовых. Последние заостренные, вытянутые, узкояйцевидные. Кора тонкая, красновато-зеленая или серовато-зеленая, отслаивается отдельными пластинками, без трещин. Древесина розоватая, с коричневым оттенком, исключительно крепкая, плотная, мелкослойная, годичные кольца различаются с трудом, удельный вес ее равен единице.

Детали из древесины железняка с успехом заменяют металл в различных конструкциях машин. Поэтому рациональное использование запасов древесины железняка и расширение объемов культуры его имеет большое народнохозяйственное значение. К сожалению, все еще не налажено рациональное использование и охрана железняковых лесов Талыша, совершенно недостаточны и искусственные насаждения этой ценной породы. Между тем в соседних лесах Ирана (Amdjadi, 1958) ввиду ограниченности распространения и большой ценности железного дерева рубка его строго запрещена иранским правительством и может быть разрешена только при особых обстоятельствах.

В пределах приморской низменности и примыкающих к ней горных хребтов железняк является одним из эдификаторов лесов гирканского типа. Особенно крупные массивы железняка сохранились на обращенных к Каспийскому морю склонах Эльбурса в иранских провинциях Гилян и Мазандаран. Верхний предел распространения железного дерева с юга на север снижается с 1000 (1400) м над ур. м. (Иран), до 300—400 м (северный Талыш). При этом на Эльбурсе верхняя граница лесной растительности доходит до 2600—2700 м над ур. м., а в Талыше до 2000—2100 м.

Нами (Сафаров, 1970) Талыш делится на три ландшафтные зоны: 1) субтропическая ландшафтная зона, простирающаяся от прикаспийской низменности до 600 м над ур. м.; 2) ландшафтная зона общекавказского типа, от 600 до 1500 м и 3) нагорно-степная ландшафтная зона, от 1500 до 2477 м над ур. м. При этом, как видно из вышеприведенных климатических данных, по мере повышения высоты над уровнем моря лесорастительные условия ухудшаются. Распространение железного дерева ограничивается субтропической ландшафтной зоной с желтоземными почвами. Здесь сосредоточены также мезофильные леса, состоящие из хурмы кавказской, напоминающие хурмовники Юго-Восточной Азии и представленные одним и тем же видом *Diospyros lotus* L. (на сходство тех и других хурмовников обратил внимание Ан. А. Федоров).

Как верхний предел ареала железного дерева, так и северная его граница обусловливаются температурными условиями, в частности абсолютным минимумом 16—20° мороза.

В границах своего ареала железное дерево единично вклинивается в древостои других пород, а в северной части ареала входит в состав кустарникового яруса. Многие характерные черты гирканских лесов — широкое распространение лиан, эпифитов, каулифлории, якорных корней, многоярусность и полидоминантность леса, богатство видового состава, зимнее цветение и другие признаки, сохранившиеся с третичного периода, — нам более ярко представлены именно в пределах распространения железняковых лесов. За пределами пояса железняка леса принимают совсем иной облик. Аналогичная закономерность прослеживается между тропическими и субтропическими лесами, так, например, Виллиамс (Williams, 1955) считает, что для тропических лесов характерно трехъярусное строение древостоев с обилием лиан, эпифитов и якорных корней, а для субтропических лесов — двухъярусное строение с резким уменьшением указанных элементов. Ан. А. Федоров (1962) также отмечает, что по мере подъема в горы в тропиках происходит заметный переход тропических лесов в леса умеренного типа.

Чистые железняковые леса могут быть подразделены на два типа: Parrotietum ruscosum — железняковый лес с вечнозеленым подлеском из иглицы и Parrotietum nudum — железняковый лес с мощным мертвым покровом. Для второго типа характерна высокая сомкнутость полога, слабое развитие трав и отсутствие в девственных, чисто железняковых лесах разного рода «наполнителей пустот» из числа других видов. Иглицевый железняковый лес характеризуется относительно меньшей сомкнутостью и распространением *Carex silvatica* Huds., *Oplismenus undulatifolius* (Ard.) P. B., *Euphorbia amygdaloides* L.

Наряду с указанными типами в Талыше широко представлены смешанные железняковые типы с преобладанием *Parrotia persica* при содоминантах *Quercus castaneifolia, Carpinus caucasica* Grossh., *Acer insigne* Boiss. et Buhse, *A. laetum* C. A. M. В кустарниковом ярусе — боярышники *Crataegus monogyna* Jacq., *C. lagenaria* Fisch. et Mey., группами встречаются *Ruscus hyrcanus* Pojark. и др. Из лиан — *Periploca graeca* L., *Rubus raddeanus* Focke. В травяном покрове — *Viola caspia* Freyn, *Carex silvatica* Huds., *C. remota* L., *Primula heterochroma* Stapf, *Cyclamen elegans* Boiss. et Buhse.

Железное дерево в качестве преобладающего содоминанта участвует в сложных типах леса, слагающихся характерными гирканскими видами (дуб каштанолистный, дзельква и др.) или же образует полидоминантные леса без преобладания какой-либо одной породы.

Исключительно своеобразен фитоценоз сложного флористического состава с участием железного дерева, расположенный в нижнем горном поясе на левом берегу р. Ленкоранчай. Древостой многоярусный: первый ярус образует клен величественный (высота 40—45 м); второй — дуб каштанолистный (28—30 м), хурма кавказская (25—30 м), граб кавказский (25—27 м), железное дерево (20—22 м); третий слагается самшитом гирканским (8—15 м) и в четвертом ярусе низкие кустарники — иглица гирканская на опушках, в окнах встречается шелковая акация.

Касаясь типологии лесов Ирана, Мельхиор (Melchior, 1937) отмечает, что наиболее интересным типом леса в южнокаспийской области Ирана являются железняковые леса, выделяющиеся своей оригинальностью среди других лесных формаций. Рехингер (Rechinger, 1939) указывает, что самые характерные гирканские леса сохранились в южнокаспийских провинциях Гилян и Мазандаран, где распространение их начинается от берегов Каспия и до высоты 2200—2400 м. Доминантами этих лесов являются *Quercus castaneifolia* C. A. M., *Parrotia persica* C. A. M., *Pterocarya pterocarpa* C. A. M., *Albizzia julibrissin* Durazz., *Gleditschia caspia* Desf., *Alnus subcordata* C. A. M., *Acer insigne* Boiss. et Buhse, *A. laetum* C. A. M., *Diospyros lotus* L., *Buxus hyrcana* Pojark., выше в горах — *Quercus macranthera* Fisch. et Mey., *Q. sintenisiana* O. Schulz. Отмечается наличие видов *Crataegus*, *Prunus*, *Pirus*, а на полянах встречаются *Paliurus spina christi* Mill., *Punica granatum* L. и другие засухоустойчивые виды. Указывается на полное отсутствие видов *Pinus*, *Picea*, *Abies* и др. Из хвойных в горах встречаются только *Juniperus*, *Cupressus*, *Taxus* и иногда *Biota orientalis* L. и др.

Бобек (Bobek, 1951) также отмечает, что железное дерево является ценнейшим видом лесов Ирана, образующим чистые древостои и смешанные с *Q. castaneifolia* и *Zelkova hyrcana* леса.

Железное дерево не заходит на горные плато и гребни хребтов, его высотное распространение определяется верхней границей соответствующего склона, плато же занимают дуб каштанолистный и другие породы. В своем распространении железняк не проявляет какой-либо приуроченности к определенной экспозиции склонов; он только избегает маломощных почв с выходами на дневную поверхность материнских пород.

В природных условиях Талыша цветение железного дерева начинается с 10—15 января, т. е. в самый разгар зимы, и продолжается до конца марта—начала апреля (рис. 1). При этом нами (Сафаров, 1962б) прослежена определенная коррелятивная связь между листопадом и цве-

тением железного дерева. Как листопад, так и цветение продолжаются 75—80 дней (с января по март), причем листопад предшествует цветению и приурочен к полному развертыванию цветочных почек. У молодых же деревьев, не достигших возраста плодоношения, прошлогодние листья сменяются весной следующего года, по мере появления новых листьев, в течение 10—15 дней. Характерно, что оба эти процесса, и листопад, и цветение, начинаются с макушки дерева и медленно, в течение 60—



Рис. 1. Цветение железного дерева в январе.

75 дней, спускаются к нижним ярусам кроны. В некоторые зимы в связи с резкими похолоданиями цветение замедляется, а при относительно сильных морозах (—10—12°) вовсе прекращается и только после потепления вновь продолжается. Так или иначе, листопад и цветение завершаются к моменту полного облиствения дерева, что приходится на конец марта и начало апреля.

Явление зимнего цветения железного дерева, как нам кажется, следует связывать с особенностями климата третичного периода, когда четко не были выражены сезоны года, а вегетативные и генеративные органы растений развивались без периода покоя, как это происходит в современных тропиках. Позже одни виды приспособились к зимнему, как например железное дерево, другие же — к весенне-летнему цветению.

Г. М. Зозулин (1970) считает, что в процессе расселения виды встречаются друг с другом с уже готовыми экологическими и фитоценотиче-

скими особенностями, что в борьбе за существование и в процессе отбора сохраняются те виды, которые случайно оказываются более приспособленными к комплексу условий существования данной ассоциации. Однако следует отметить, что процесс приспособления и естественного отбора не может быть случайным, ибо он происходит в результате длительной эволюции и адаптации организма к условиям существования. При этом побеждают те виды, которые лучше других приспосабливаются к динамичности внешних условий. Еще Ф. Энгельс писал: «...развитие в живой природе совершается через постоянную борьбу наследственности и приспособления».

В данном случае адаптация железного дерева к условиям внешней среды путем прекращения вегетаций в холодное время года и сохранения на зиму листвы явилась биологической целесообразностью, способствующей сохранению этого вида на протяжении геологических периодов. Как пишут В. Э. Шмидт и В. В. Линников (1938), в 1935 г. при морозе 15° развивающиеся генеративные органы железного дерева не пострадали сколько-нибудь существенно. Приобретение свойства холодостойкости железным деревом, учитывая его вегетацию в зимний период, играет существенную роль в том, что оно в настоящее время является прогрессивным реликтом.

Следовательно, сохранившиеся до нашего времени представители древней флоры содержат в себе историческую информацию, расшифровка которой дает возможность заглянуть в далекое прошлое, познавать не только палеоклиматические условия, в которых развивались древние виды, но и проследить долгий путь их адаптации и в сравнительном аспекте освещать био-экологические свойства видов и фитоценозов в целом.

Нам удалось проследить, что под влиянием различных факторов у железного дерева происходит и осенний листопад. Это имеет место, когда на деревьях поселяется омела *Viscum album*, листья опадают еще осенью или в начале зимы. Раннему листопаду способствует также чрезмерно высокая полнота древостоя (0.9—1), сильное развитие лиан, опутывающих кроны деревьев, и т. д. Если осенний листопад у железного дерева в условиях высокой полноты древостоя обусловлен ослаблением процесса фотосинтеза, то последовательность сбрасывания листьев (сверху вниз) может быть объяснена разностью осмотического давления — различным содержанием в клеточном соке воды и сахаров, что в свою очередь связано с цикличностью роста и развития. Листья осеннего прироста, как более молодые, имеют относительно низкое осмотическое давление и содержат меньше сахаров, но в их клеточном соке бывает значительно больше воды, чем у листьев весеннего прироста.

Н. И. Кузнецов (1915), касаясь благоприятных орографических и климатических условий Кавказа, писал: «Понятно, что при таких условиях все склоны гор и ущелий Кавказа густо должны были порасти лесами, в нижних горизонтах гор из пород вечнозеленых, которые ныне встречаются в субтропиках, выше в горах — из пород с опадающей листвой: в этих лесах царила сырость, вечная влага, дающая приют роскошному развитию папоротников, лиан, эпифитов», и далее: «Но тот, кто умственным взором своим сумел проникнуть в далекое историческое прошлое этой загадочной страны, для того разноцветный ковер растительности Кавказа доставляет сугубое наслаждение».

Исходя из концепций Н. И. Кузнецова, можно определенно сказать, что в третичное время в Талыше, в поясе вечнозеленых лесов, эдификаторами были железное дерево, дуб каштанолистный и некоторые другие вечнозеленые виды, которые и в настоящее время проявляют тенденцию к преобладанию. Нами (Сафаров, 1960, 1961, 1962а, б) прослежено, что железное дерево устойчиво сохраняет полусухие листья до весны следующего года, в теплые же зимы многие деревья перезимовывают в зеленом виде. Аналогичное явление наблюдается и у дуба каштанолистного. Н. Е. Кабанов (1962) подчеркивает также, что леса современных саванн провинции Юньнань (Китай) возникли на месте бывших здесь тропиче-

ских вечнозеленых и субтропических горных лесов. Подтверждением сказанного может служить также широкое развитие под древесным пологом железняковых лесов вечнозеленого кустарника — иглицы гирканской. Вечнозеленые кустарники трактуются как показатель былой вечнозелености современных листопадных лесов в работах многих авторов (Краснов, 1894; Крылов, 1898; Келлер, 1938; Сочава, 1944; Криштофович, 1946; Тихомиров, 1946; Сенянинова-Корчагина, 1949, 1954, и др.). В целях изучения роста и развития железного дерева, цветения его в зимний период, периодичности этих процессов в течение года нами в конце вегетации 1969 г. из большого количества сосудов, находившихся на открытом воздухе в Ботаническом саду, были отобраны три сосуда с сеянцами железного дерева (возраст 3 г.) и в разное время перенесены в комнату, сосуды № 1 и № 2 (рис. 2, *слева*) — 3 декабря 1969 г., а № 3 (рис. 2, *справа*) — 9 февраля 1970 г. При перенесении в комнату в сосудах № 1 и № 2 на деревцах имелись зеленые листья, а железняк в сосуде № 3 был оголен. Начиная с 18 декабря 1969 г. по 24 марта 1970 г. прошлогодние листья растений опали, но одновременно с этим началось появление новых листьев, в сосуде № 2 — 4 января и в сосуде № 1 — 19 января. В течение нескольких дней растения приняли летне-зеленый вид. За время с 15 января по 31 марта прирост железняка в сосуде № 1 составил 11.5—21 см, в сосуде № 2 — 8—15 см. В сосуде № 3 появление листьев у железняка началось 9 марта, и к 25 марта деревце полностью покрылось листвой. Следует отметить, что комната почти не отапливалась, но температура всегда поддерживалась на уровне +12—16°. Экземпляры взрослого железного дерева, находящиеся в саду в полусухом состоянии, сохранили листья в течение всей зимы, а растения в сосудах, оставленных на открытом месте, зимой сбросили листья.

Процесс прохождения фенофаз железного дерева в условиях леса также говорит о былой его вечнозелености и беспрерывном развитии в далеком прошлом. Приводим многолетние средние даты фенофаз железного дерева в нижнем горном поясе Талыша:

Цветение		Набухание почек		Появление листьев		Листопад		Созревание семян	
начало	конец	начало	конец	начало	конец	начало	конец	начало	конец
10 I	1 IV	5 III	18 III	18 III	1 IV	5 XII	1 IV	25 VIII	1 IX

Из данных фенологических наблюдений видно, что цветение железного дерева приурочено к зимним условиям (январь—март), развитие ростовых почек происходит рано весной, в марте, полное облиствение заканчивается к началу апреля, к этому же сроку завершается листопад. Созревание же семян, как и у многих других видов, — в начале осени.

Таким образом, вечнозеленость железного дерева проявляется в зависимости от условий внешней среды и является его генетической особенностью. В связи с этим следует отметить, что Талыш, будучи рефугиумом третичной флоры, служит классическим примером природного очага, в котором происходит трансформация вечнозеленой древесной растительности в листопадную, без утраты при этом ее генетических особенностей. Следовательно, в Талыше, как и во всем гирканском поясе, не было катастрофических явлений, которые могли бы привести к полной смене растительного покрова, как это было в районах, подвергавшихся оледенению.

До последнего времени процесс опыления железного дерева при зимнем его цветении оставался невыясненным. Нами в различных климатических условиях (в лесу — Талыш и в культурах — Большой Кавказ) были изучены способы опыления железного дерева при низкой температуре. Для этого отдельные ветки были помещены в изоляторы из марли или в бумажные мешки. Эти опыты показали, что роль насекомых в опылении железного дерева сведена почти на нет. В зимнее время опыление происходит с помощью ветра, и только в начале весны, т. е. в конце цветения, насекомые участвуют в этом процессе. В условиях открытого

грунта, т. е. в обычных природных условиях, опыление происходит зимой в сухую погоду при температуре 0—5°, а под изоляторами опыление наблюдается и при более низкой температуре. Прослежено, что процесс созревания пыльцы и опыления под изоляторами заканчивается намного раньше, чем на открытых ветках кроны. Установлено также, что кратковременные морозы несколько задерживают цветение, которое потом продолжается с еще большей интенсивностью. При этом, чем продолжительнее морозы, тем больше бутонов сохраняется к началу весны, когда процесс цветения и опыления происходит особенно бурно. Железное дерево ежегодно и обильно плодоносит.

Несмотря на древность происхождения, железное дерево совершенно не утратило своей жизнеспособности и является несомненно прогрессивным реликтом.



Рис. 2. Появление новых листьев на железном дереве зимой в комнатных условиях.

По способности к возобновлению и выживаемости подроста железное дерево занимает одно из первых мест не только среди древних, но и относительно более молодых видов, успешно возобновляется семенами, порослью от пня, корневыми отпрысками, зелеными черенками, отводками от растущих взрослых деревьев путем заделки их концов во влажную землю. Железняковый кол, воткнутый в увлажненную землю, быстро покрывается листвой, и ряд таких кольев превращается в живую изгородь.

В оптимальных условиях (при сомкнутости полога 0.5) количество одно-двухлетнего самосева составляет от 15 000 до 60 000 шт. на га. Менее интенсивное семенное возобновление имеет место в древостое с мертвым напочвенным покровом в Parrotietum nudum при высокой сомкнутости полога (0.7—0.8), когда количество самосева не превышает 160—5800 шт. на га. При этом подрост встречается только в окнах и вблизи опушки. Интенсивное семенное возобновление железного дерева происходит в Бакинском ботаническом саду, где после первого же года плодоношения деревьев под ними появился обильный самосев. На площади 6 м^2 подсчитано 34 шт. однолетних железняков.

О большой способности железняка к вегетативному размножению свидетельствует тот факт, что после сплошных рубок, лесосека сплошь покрывается порослевым молодняком с высокой сомкнутостью. На каждом пне средневозрастного дерева появляется до 100 и более штук поросли,

из которых около 70% располагается на восточной и южной сторонах пня и 30% — на западной и северной. Одновременно с развитием обильной пневой поросли возникает много корневых отпрысков — по 10—15 штук в расчете на одну корневую систему, которые появляются на различных расстояниях от дерева или пня.

Широко распространено массовое срастание особей железного дерева, причем срастаются не только ветки, но и крупные стволы, иногда сросшиеся между собой деревья образуют чисто железняковый ценоз (рис. 3). А. А. Гроссгейм (1926) отмечал: «... ветвление очень обильное, причем отдельные ветки обычно срастаются и неправильно переплетаются друг с другом; наконец, иные ветви, сгибаясь и достигая земли, в свою очередь



Рис. 3. Срастание стволов железного дерева.

укореняются, так что картина леса из *Parrotia* представляет причудливое, фантастическое зрелище, подобного которому нельзя встретить нигде в других местах Закавказья».

Легкость, с какой осуществляется срастание стволов и ветвей железного дерева, на наш взгляд (Сафаров, 1960), обусловливается чрезвычайной тонкостью коры (менее 1 мм), большой способностью к вегетативному размножению и другими биологическими особенностями этого вида. Из внешних факторов, способствующих срастанию, следует указать на сильное ветвление дерева, высокую сомкнутость полога насаждения и обилие лиан, сближающих ветви друг с другом; не последнюю роль играют также ветры, способствующие сдиранию коры с трущихся частей деревьев.

Наиболее интенсивное срастание происходит весной, во время сокодвижения и во влажную погоду. Срастается между собой огромное количество веток и стволов, питающихся единой корневой системой. Если отделить один из сросшихся компонентов от собственного корня, это не приведет к его гибели, отделенный от корня экземпляр будет получать воду и минеральное питание в обратном направлении — через точки срастания стволов, что отмечали также Кох (1929 г.), М. М. Бескаравайный (1965) и другие исследователи. Срастание является одним из звеньев в общей

цепи сохранения вида путем образования весьма устойчивой биогруппы, обладающей большой конкурентной мощностью в биоценозе. В течение жизни главного ствола к нему прирастает своими стволами и ветвями огромное количество корневых отпрысков, способствующих удлинению жизни материнского дерева вследствие расширения сферы действия корневой системы и усиления притока минерального питания.

Согласно Н. П. Кренке (1950), у деревьев различных пород в местах соприкосновения веток образуется каллюс, который, разрастаясь, приводит к срастанию соприкасающихся частей. Бескаравайный (1965) считает, что направленный рост (каллюса, по Кренке) в сторону рядом стоящего дерева происходит до соприкосновения стволов. У железного же дерева массовое срастание происходит без предварительного каллюсообразова-



Рис. 4. Образование на стволе железного дерева фигуры, напоминающей голову марала.

ния, и только позже в точках соприкосновения появляются утолщения. В результате многочисленных срастаний в лесу образуется много причудливых и оригинальных форм (рис. 4, 5). Способность железного дерева к срастанию можно широко использовать в зеленом строительстве, в парках, садах, аллеях. Путем искусственной трансплантации можно получить любую фигуру с заданной конфигурацией. Эти работы также следует производить в момент обильного сокодвижения, около 10—15 марта. Способ трансплантации очень прост. В желаемой точке ветки соединяются между собой, кора слегка сдирается и место соприкосновения обвязывается марлей или другим мягким материалом. Срастание длится 25—30 дней, после чего завязки можно снять.

Железное дерево наряду с указанными декоративными свойствами находит широкое хозяйственное применение и имеет большое фитомелиоративное значение.

Модельные деревья в естественных условиях в 100-летнем возрасте имели высоту 18.27 м (семенные), 27 м (порослевые) и соответственно диаметр — 21.8 и 36.7 см; превышение размеров порослевых деревьев над семенными составляет: по высоте 8.73 м и по диаметру 14.9 см. Однако

после 100-летнего возраста прирост деревьев порослевого и семенного происхождения выравнивается и семенные экземпляры по интенсивности роста опережают порослевые деревья. Железное дерево хорошо переносит длительное затопление местообитаний, находящихся ниже уровня моря, где осенью после обильных осадков подземные воды подымаются на поверхность (X—XII). Оно также устойчиво к продолжительной летней засухе (VI—VIII), которая неблагоприятно влияет на молодые побеги. Однако осенью после первых дождей рост дерева быстро восстанавливается, исчезают солнечные ожоги. Характерны для железного дерева мощно развитые боковые корни, которые как сетка опутывают почву, защищая ее от эрозии, стержневой же корень проникает неглубоко. Железняк устойчив против ветровала благодаря срастанию **боковых корней**, стволов и ветвей соседних деревьев.



Рис. 5. Образование на стволе железного дерева, напоминающего голову собаки.

Большая практическая ценность железного дерева всегда учитывалась, и уже в середине XIX века в Западной Европе начали заниматься его культивированием. По свидетельству В. Э. Шмидта и В. В. Линникова (1938), экземпляры железного дерева имеются в Англии, куда оно было вывезено из Петербурга, в Вене в арборетуме высшей сельхозшколы, в Голландии в арборетуме высшей сельхозшколы в Вагенингене, в Лондоне (посадки 1850 года), в ботанических садах Бонна, Карлсруэ, Берлина и в других местах.

В СССР до 1948 г. железное дерево выращивалось только в ботанических садах и парках. В 1948—1949 гг. нами были заложены широкие географические опыты культуры железного дерева в различных экологических условиях, в предгорьях на южном склоне Большого Кавказа, в Алазанской долине, на береговой полосе Куры, в Куба-Хачмасской низменности, на Апшероне (в Баку). Во всех этих местах опыты возделывания оказались весьма успешными, и при высокой приживаемости сеянцев прирост деревьев в 2—3 раза превышал таковой в условиях естественного произрастания в Талыше (Сафаров, 1953). В 1949 г. в прикуринских тугайных лесах на аллювиальных почвах железняк дал 98%

всхожести семян. Всхожесть семян теряется за 80—100 дней после их созревания, поэтому посев семян железняка в питомники или на постоянное место необходимо производить только свежими семенами, собранными осенью в год сбора. К 10-летнему возрасту деревца достигают высоты 9—10 м, начинают плодоносить и дают обильный самосев. Такой же быстрый рост наблюдается и у железняка, выращиваемого в Алазанской долине, где деревья за 20 лет достигли 12 м высоты, 20 см в диаметре и дали много самосева различного возраста. Биолого-экологические особенности железного дерева и ценность его в фитомелиоративном и хозяйственном отношениях позволяют рекомендовать его выращивание в Закавказье, в Крыму, в Средней Азии и в других южных районах страны.

Железное дерево является незаменимой породой для облесения конусов выноса многочисленных горных рек и закрепления их берегов. Только в области Большого Кавказа в пределах Азербайджанской ССР площадь земель, погребенных под продуктами селевых потоков, составляет более 109 тыс. гектаров и облесение их путем широкого разведения железняка является первоочередной задачей; железняк развивает мощную корневую систему, многочисленные его корни, срастаясь и переплетаясь между собой, образуют живую сетку, деревья приобретают большую устойчивость и прекрасно предохраняют почву и берега рек от разрушения.

Пояс распространения железного дерева в Талыше является оригинальным музеем древней флоры, имеющим большое научное значение. В ареал железного дерева входят уцелевшие фрагменты былого распространения шелковой акации *Albizzia julibrissin* Durazz., каспийской гледичии *Gleditschia caspia* Desf., хурмы кавказской *Diospyros lotus* L., ольхи сердцелистной *Alnus subcordata* C. A. M., самшита гирканского *Buxus hyrcana* Pojark., данаи *Danaë racemosa* (L.) Moench, иглицы *Ruscus hyrcana* G. Woronow и других редких и эндемичных растений. Важным вкладом для народного хозяйства и ботанической науки было бы объявление этих уникальных лесов заповедником или национальным парком. Каждый из указанных видов третичных реликтов заслуживает особого внимания, и территория лесов железного дерева является золотым фондом ботанической науки.

Отделом лесоведения Института ботаники АН Азербайджана разрабатываются комплексные мероприятия по охране и восстановлению редких и исчезающих видов дендрофлоры Талыша, в частности железняковых лесов; лесовосстановительные работы в первую очередь будут проводиться на оголенных склонах гор и вообще в местах, где угрожает почвенная эрозия.

В области Большого Кавказа и в зоне тугайных лесов железное дерево в возрасте 20 лет имеет 177—178 $м^3$ запаса на 1 га; при среднегодовом приросте 9.5 $м^3$/га оно может быть рекомендовано для широкого промышленного разведения.

ЛИТЕРАТУРА

Бескаравайный М. М. (1965). О срастании надземных частей деревьев. Агробиология, 5. — Гроссгейм А. А. (1926). Флора Талыша. — Гроссгейм А. А. (1940). Реликты Восточного Закавказья. — Гроссгейм А. А. (1960). В горах Талыша (Рассказ об одной экспедиции). — Гулисашвили В. З. (1961). Некоторые наблюдения в приэкваториальных лесах и саваннах Африки. Бюлл. МОИП, отд. биологии, LXVI (1). — Зозулин Г. М. (1970). Исторические свиты растительности. Бот. ж., 55, 1. — Ильинская И. А. (1959). Верхнемиоценовая флора горы Повитруле в Закарпатье. Бот. ж., 44, 5. — Кабанов Н. Е. (1962). Саванны в провинции Юньнань (Китай). Проблемы ботаники, VI. Вопросы ботанической географии и лесной биогеоценологии. — Келлер Б. А. (1938). Главные типы и основные закономерности в растительности СССР. В сб.: Растительность СССР, 1. — Краснов А. Н. (1894). Из поездки на Дальний Восток и Азии. Земледелие. — Кренке Н. П. (1950). Регенерация растений. — Криштофович А. Н. (1946). Эволюция растительного покрова и ее основные факторы. Материалы по истории флоры и растительности СССР, 2. — Крылов Н. Н. (1898). Тайга с естественноисторической точки зрения. Научные очерки Томского края. — Кузнецов Н. И. (1915). Вестник русской флоры, I, 1. — Сафаров И. С. (1953).

Культура реликтов в новых районах. ДАН Азерб. ССР, 9, № 9. — Сафаров И. С. (1960). О связи между лесами тропиков и Талыша. Бот. ж., 45, 8. — Сафаров И. С. (1961). Проявление признаков вечнозелености у некоторых реликтовых древесных пород Талыша. Бюлл. МОИП, отд. биологии, 4. — Сафаров И. С. (1962а). Важнейшие древесные третичные реликты Азербайджана. — Сафаров И. С. (1962б). Зимне-зеленый дуб в Талыше. Бот. ж., 47, 8. — Сафаров И. С. (1970). О некоторых характерных особенностях развития ландшафтов в Талыше. Тр. научн. конфер. по охране горных ландшафтов в СССР, Ереван. — Сенянинова-Корчагина М. В. (1949). К вопросу о классификации жизненных форм. Уч. зап. ЛГУ, 104, сер. географ. наук, 5. — Сенянинова-Корчагина М. В. (1954). Некоторые данные о ритмах развития вечнозеленых полукустарников. Уч. зап. ЛГУ, сер. географ. наук, 9. — Сочава В. Б. (1944). Опыт филоценогенетической систематики растительных ассоциаций. Сов. бот., 1. — Тихомиров Б. А. (1946). Пути формирования растительного покрова арктической Евразии в четвертичном периоде. Сов. бот., 5. — Федоров Ан. А. (1958). Влажнотропические леса Китая. Бот. ж., 43, 10. — Федоров Ан. А. (1960). Диптерокарповый экваториальный влажнотропической лес Цейлона. Тр. МОИП, III. — Федоров Ан. А. (1962). Ботанические путешествия. (Советские ботаники в Индонезии). Бот. ж., XLVII, 12. — Фигуровский И. В. (1926). Климатическое районирование Азербайджана. Матер. по районированию Азерб. ССР, I, 1. — Шихлинский Э. М. (1969). Тепловой баланс Азербайджана. — Шмидт В. Э. и В. В. Линников. (1938). Железное дерево. Ботанико-лесоводственный очерк. Сов. бот., 6. — Якубовская Т. А. (1955). Сарматская флора Молдавской ССР. Тр. БИН АН СССР, сер. I, 11. — Amdjadi H. (1958). Climat général et types des forest de Iran. Bull. Soc. roy. forest Belgique, 65, 2. — Bodek Hans. (1951). Die natürlichen Walder und Geholzfluren Iran. — Gilli A. (1939). Die Pflanzengesellschaftes der Hochregion des Elburus-gebirges in Nord-Iran. Beih. zum. Bot. Zentrabl., LIX, B: 317—344. — Melchior H. (1937). Zur pflanzengeographie der Elburus-Gebirges in Nord-Iran. Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschen der Freunde zu Berlin, 1: 55—73. — Rechinger K. H. (1939). Vegetationsbilder aus dem nordlichen Iran. Vegetatiosbilder, 25, 5. — Williams R. J. (1955). Vegetation regions. In: Atlas of Australian Resourses.

Институт ботаники
Академии наук
Азербайджанской ССР,
Баку.

(Получено 26 V 1970).

УДК 581.45 : 582.912.4

Ю. Г. Каверзнева

СТРОЕНИЕ ЛИСТА У НЕКОТОРЫХ ВИДОВ СЕМ. *ERICACEAE*

С 7 рисунками

YU. G. KAVERZNEVA. LEAF STRUCTURE IN SOME SPECIES OF THE FAMILY *ERICACEAE*

В статье излагаются результаты анатомо-морфологического изучения листьев *Calluna vulgaris* (L.) Hill, *Vaccinium vitis-idaea* L., *V. myrtillus* L., *Ramischia secunda* (L.) Garcke.

Даны зарисовки поперечных разрезов листьев. Статья исправляет некоторые ошибочные представления о строении листа указанных растений, встречающиеся в ботанической литературе.

Анатомо-морфологическое исследование листьев *Calluna vulgaris* (L.) Hill, *Vaccinium vitis-idaea* L., *Vaccinium myrtillus* L., *Ramischia secunda* (L.) Garcke проведено по экземплярам этих растений из различных местообитаний Московской области.

Лист *Calluna vulgaris* (L.) Hill.

Вереск — вечнозеленый кустарник. Листья очень мелкие, игловидные, трехгранные (рис. 1). Длина листа в среднем 2.2 (3) мм, ширина 0.6 мм, толщина листовой пластинки около 500 микрон. Лист образует 2 нисбега-

ющих острия, плотно прижатые к стеблю. В пазухах более крупных листьев боковые ветви; длина этих листьев 3 мм, ширина 0.7—1 мм. В. В. Алехин считает, что на одном экземпляре вереска может находиться до 75 000 листьев (Алехин, 1950). Уменьшение площади листа компенсируется увеличением общей поверхности за счет большого числа листьев. При мелких игловидных листьях вереск хорошо переносит сильные ветры.

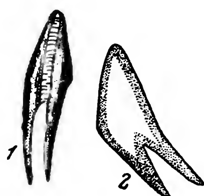


Рис. 1. Внешний вид листа *Calluna vulgaris* (L.) Hill (сильно увелич.)

1 — нижняя сторона листа, 2 — верхняя сторона.

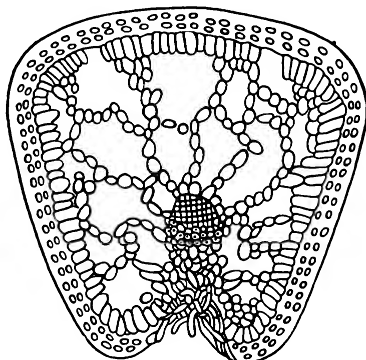


Рис. 2. Поперечный разрез листа *Calluna vulgaris* (по Г. И. Поплавской).

Рисунок поперечного разреза листа *Calluna vulgaris*, приводимый в работах Г. И. Поплавской (1937, 1948) и А. П. Шенникова (1950), неправильно показывает строение листа (рис. 2).

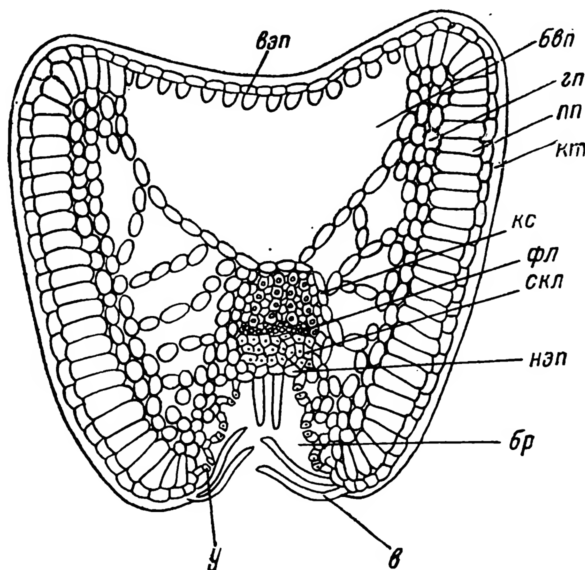


Рис. 3. Поперечный разрез листа *Calluna vulgaris*.

бвп — большая воздухоносная полость; *гп* — губчатая паренхима; *пп* — палисадная паренхима; *кт* — кутикула; *кс* — ксилема; *фл* — флоэма; *скл* — склеренхима; *бр* — бороздка; *в* — волосок; *у* — устьице; *вэп* — верхний эпидермис; *нэп* — нижний эпидермис.

Для изучения анатомического строения листа *Calluna vulgaris* нами делались срезы листьев вереска, произрастающего в сосновых лесах Московской области (Pinetum hypnosum, Pinetum polytrichosum). Мы брали листья с хорошо развитых верхних ветвей кустарника. Для понимания механизма складывания листа делались поперечные и продольные раз-

резы в различных частях листа. Лист вереска относится к эрикоидному типу листьев (Поплавская, 1948). В мезофилле листа находится большая полость. На рис. 1 большая полость просвечивает белым пятном на верхней (адаксиальной) стороне листа.

При неблагоприятных условиях лист складывается. Складывание происходит за счет вогнутостей верхней и нижней сторон листа (рис. 3). Вогнутость нижней (абаксиальной) стороны представляет собой бороздку. Нижняя сторона листа, т. е. поверхность бороздки, покрыта эпидермисом с устьицами. Устьица в бороздке немного приподняты. Снаружи бороздка закрыта волосками, которые прикрывают устьица. Волоски есть и на дне бороздки. При ослаблении тургора в клетках бороздка может закрываться, устьица оказываются в замкнутой камере и, вероятно, при этом уменьшается транспирация. Верхняя сторона листа может вгибаться внутрь за счет полости. Таким образом, при неблагоприятных условиях бороздка с устьицами бывает плотно закрыта и поверхность верхней стороны сильно вогнута (рис. 4).

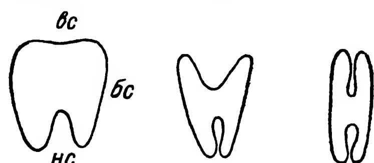


Рис. 4. Контуры поперечных разрезов листа *Calluna vulgaris*, показывающие складывание листа.

вс — верхняя сторона; *бс* — боковая сторона; *нс* — нижняя сторона.

На рис. 4 показаны контуры поперечных разрезов листа при благоприятных условиях (слева) и неблагоприятных (справа). Боковые стороны листа не изгибаются. Палисадная однослойная ткань находится только на боковых сторонах листа под эпидермисом (рис. 3) и эти стороны всегда открыты для ассимиляции.

Эпидермис листа покрыт кутикулой. В центре листа проходит крупный проводящий пучок. Пучок коллатеральный. Он состоит из ксилемы (обращенной к верхнему эпидермису) и флоэмы. Снаружи флоэмы расположена механическая ткань из толстостенных склеренхимных волокон. Губчатая паренхима — рыхлая, имеет много мелких полостей. Над проводящим пучком находится большая полость, которая примыкает к верхнему эпидермису. Верхний эпидермис изнутри выстлан редкими клетками губчатой ткани. Полость уменьшается к верхушке и расширяется к основанию листа. В зимний холод или при временной сухости почвы листья вереска складываются, и он легко переносит неблагоприятные условия.

Таким образом, ошибки рисунка разреза листа *Calluna vulgaris*, приводимого Г. И. Поплавской (1937, 1948), заключаются в следующем (рис. 2): эпидермис изображен в виде двух рядов кружков, на верхней стороне листа обозначена палисадная ткань, не показана большая полость в губчатой ткани, не показаны устьица эпидермиса бороздки, т. е. нижней стороны листа.

Вереск — светолюбивое растение. В Московской области он большей частью растет на опушках леса, но иногда его можно встретить и в глубине леса на более освещенных местах.

Лист *Vaccinium vitis-idaea* L.

Брусника — вечнозеленый кустарничек. Листья кожистые, блестящие, эллиптические, с завернутыми краями. Ширина листа в среднем 1.5 см, длина 2.5 (3) см, толщина листовой пластинки около 350 микрон. Черешок короткий.

Для изучения мы брали в сосновом лесу Pinetum hypnosum хорошо развитые листья брусники с побегов, имеющих возраст 2—3 года.

Листовая пластинка брусники окаймляется пучком склеренхимных волокон и благодаря этому лист имеет завернутые края (рис. 5). На нижней стороне листа находятся мелкие устьица, на верхней стороне их нет. Вследствие того, что лист имеет завернутые края, устьица нижнего эпидермиса лучше защищены.

Рисунки анатомического строения листа *Vaccinium vitis-idaea* имеются у многих авторов (Поплавская, 1948; Чижевская, 1950; Василевская, 1954; Хржановский и др., 1960, и др.), однако они не отражают полностью экологические особенности листа, так как не показывают пучка склеренхимных волокон по его краю. В учебнике З. А. Чижевской (1950) приводится поперечный разрез края пластинки молодого листа ближе к основанию и в нем показан пучок склеренхимных волокон, но он не характерен, так как в молодом листе недостаточно выражен.

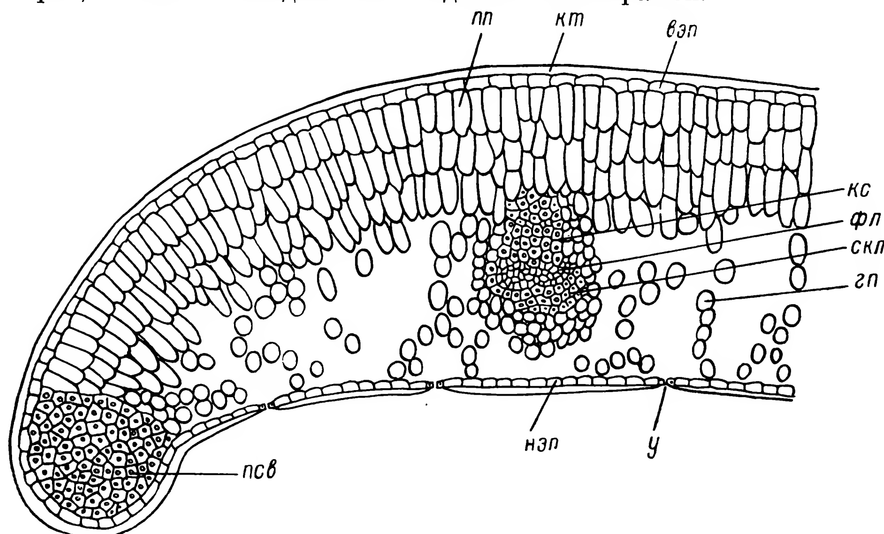


Рис. 5. Часть поперечного разреза листа *Vaccinium vitis-idaea* L.

псв — пучок склеренхимных волокон; *остальные обозначения* те же, что на рис. 3.

Лист имеет эпидермис с толстым слоем кутикулы на верхней стороне и более тонким на нижней (рис. 5). На нижней стороне листа имеются железки коричневого цвета, выделяющие дубильные вещества.

Проводящий пучок — коллатеральный, состоит из ксилемы и флоэмы, его окружает механическая ткань из склеренхимных волокон. Мезофилл листа слагается 3-, 4-слойной палисадной тканью и рыхлой губчатой тканью с большими полостями.

Наличие многослойной палисадной паренхимы в листьях указывает на светолюбивость растения. Брусника чаще всего встречается по опушкам леса, в осветленных хвойных лесах, но может произрастать и на верховых болотах. В. К. Василевская (1954), изучавшая кустарнички, отмечает, что вечнозеленым растениям теплого и влажного климата присуща рыхлая ассимиляционная ткань в сочетании с толстой кутикулой и слабое развитие водопроводящей системы, что характерно для *Ericaceae*. Брусника имеет большую амплитуду приспособляемости к условиям различных местообитаний, но лучше всего она развивается в осветленных хвойных лесах и по опушкам леса. Поэтому бруснику следует считать растением лесным, не характерным для болот.

Лист *Vaccinium myrtillus* L.

Черника — листопадный кустарничек. Листья черники в Подмосковье развертываются в апреле и сбрасываются в сентябре. Листья имеют короткие черешки. Листья очень тонкие, яйцевидные. Ширина листа в среднем 1.3 см, длина 2 (3) см, толщина листовой пластинки около 150 микрон. Черешок короткий. Край листа мелко пильчато-зубчатый, жилки в зубчиках края листа оканчиваются железками.

Рисунки анатомического строения листа *Vaccinium myrtillus* отсутствуют в русской литературе. Упрощенный рисунок (без зарисовки жилки, кутикулы и пр.) имеется у Кирхнера (Kirchner, и др., 1925).

Для изучения листа черники мы брали листья однолетних побегов на старых кустах в еловом лесу Piceetum hypnosum. На рис. 6 показан разрез листа черники через главную жилку в средней части листовой пластинки. Однослойный эпидермис верхней и нижней сторон листа состоит из живых клеток, не содержащих хлорофильных зерен. Наружные стенки клеток верхнего и нижнего эпидермиса имеют небольшое утолщение. Клетки верхнего эпидермиса покрыты кутикулой. Снаружи листа над центральной жилкой отдельные короткие волоски. На нижнем эпидер-

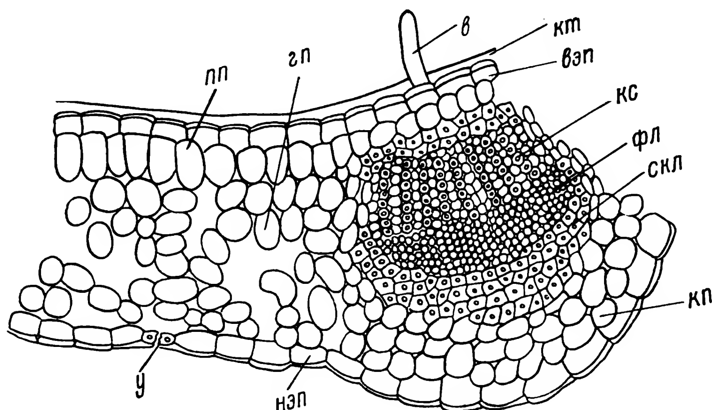


Рис. 6. Часть поперечного разреза листа *Vaccinium myrtillus* L. в районе жилки.

вэп — верхний эпидермис; *остальные обозначения* те же, что на рис. 3.

мисе расположены устьица в большом количестве. Мезофилл листа состоит из однослойной палисадной паренхимы и губчатой паренхимы с большими полостями. В центре жилки проходит крупный коллатеральный пучок, состоящий из ксилемы и флоэмы. Вокруг проводящего пучка — механическая ткань из склеренхимных волокон. С нижней стороны пучка находится крупноклеточная паренхима, образующая выступ жилки, в ее клетках нет хлорофильных зерен; с верхней стороны — небольшое количество клеток крупноклеточной паренхимы.

Черника — лесное растение, в Московской области вне леса не встречается. Надо согласиться с М. В. Сеняниновой-Корчагиной (1956), что на формирование структуры листьев решающее влияние оказывает свет. Тонкие нежные листья черники, имеющие слабо дифференцированный мезофилл, указывают на формирование листьев при рассеянном свете под пологом леса.

Лист *Ramischia secunda* (L.) Garcke

Листья рамишии светло-зеленые, слегка кожистые, яйцевидные, с мелкогородчатым краем. Так как листья существуют не один год, то растение можно назвать вечнозеленым. Длина листа в среднем 3.5 (4) см, ширина 2.5 см, толщина листовой пластинки около 150 микрон. Черешок короче пластинки.

Спутник хвойных лесов, рамишия растет в сосновых и еловых лесах, выносит глубокое затенение. Лист рамишии имеет теневую структуру и отличается рядом характерных анатомо-морфологических особенностей.

Зарисовки анатомического строения листа *Ramischia secunda* отсутствуют в русской литературе, но рисунок (без изображения проводящего пучка) имеется у Кирхнера (1925).

Для изучения мы брали листья с 2—3-летних побегов в еловом лесу Piceetum hypnosum. На рис. 7 показан разрез листа рамишии через главную жилку в средней части листовой пластинки.

В клетках верхнего и нижнего эпидермиса есть хлоропласты. Слой кутикулы на верхней стороне листа толще, чем на нижней. Устьица крупные, лежат неглубоко, их немного, длина устьица равна 30 микрон. Варминг (1902) при исследовании северных грушанок нашел у *Ramischia secunda* устьица на обеих сторонах листа, на верхней стороне их было меньше, по нашим же данным в Подмосковье у рамишии совершенно нет

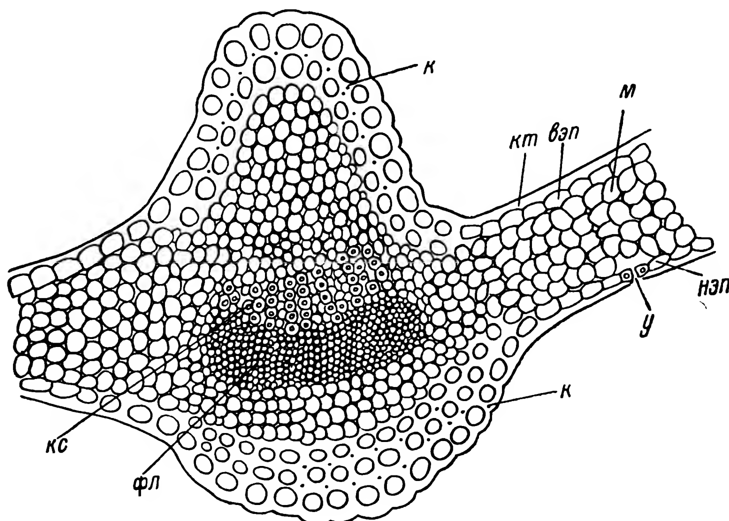


Рис. 7. Часть поперечного разреза листа *Ramischia secunda* (L.) Garcke. в районе жилки.

к — колленхима; *м* — мезофилл: *остальные обозначения* те же, что на рис. 3.

устьиц на верхней стороне листа. Мезофилл листа состоит из паренхимных клеток однообразной формы, хлоропласты крупные. В центре листа проходит жилка, состоящая из ксилемы (обращенной к верхнему эпидермису) и флоэмы. Жилка расположена в мякоти листа, состоящей из паренхимных клеток, которые под нижним и верхним эпидермисом образуют хорошо развитую колленхиму. В Московской области рамишия попадается очень часто в различных хвойных лесах (Piceetum myrtillosum, Piceetum oxalidosum, Pinetum hypnosum и др.).

ЛИТЕРАТУРА

Алехин В. В. (1950). География растений. — Варминг Е. (1902). Распределение растений в зависимости от внешних условий. — Василевская В. К. (1954). Формирование листа засухоустойчивых растений. — Каверзнева Ю. Г. (1959). О морфогенезе *Ramischia secunda* (L.) Garcke. Бот. ж., 44, 7. — Поплавская Г. И. (1937). Краткий курс экологии растений. — Поплавская Г. И. (1948). Экология растений. — Сенянинова-Корчагина М. В. (1956). О ксероморфизме вечнозеленых болотных верескоцветных. Уч. зап. ЛГУ, сер. географ., 11. — Хржановский В. Г., З. Д. Прянишникова, В. Н. Исаин, В. Н. Юрцев. (1960). Практический курс ботаники. — Чижевская З. А. (1950). Практикум по общей ботанике. — Шенников А. П. (1950). Экология растений. — Kirchner O., E. Loew, C. Schroeter. (1925). Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas, IV, 1 : 23—25.

г. Кострома.

(Получено 25 XI 1969).

УДК 581.15 : 511.1 : 582.675.1

В. С. Чупов

О ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ЧИСЛА ЛЕПЕСТКОВ У *ANEMONE NEMOROSA* L. И *A. RANUNCULOIDES* L.

V. S. CHUPOV. ON THE GEOGRAPHICAL VARIABILITY OF PETAL NUMBER IN *ANEMONE NEMOROSA* L. AND *A. RANUNCULOIDES* L.

Методом дисперсионного анализа обработан собственный и литературный материал по числу лепестков у *Anemone nemorosa* и *A. ranunculoides*. В результате анализа достоверного влияния географического фактора на число лепестков у данных видов не обнаружено. Высказано предположение о невозможности использования данного признака у этих видов для выделения географо-морфологических таксонов.

Изучению изменчивости числа лепестков у видов с непостоянным их числом посвящена довольно большая литература, достаточно полный список которой можно найти в работе В. М. Шмидта (1968). Однако ни в одной из этих работ не проводилось анализа географической изменчивости этого признака, хотя в некоторых из них указывалось на определенные различия в числе лепестков между отдельными популяциями из различных пунктов ареала (Регель, 1911; Александров, 1923; Перфильев, 1941).

С целью проведения подобного анализа нами проводился подсчет числа лепестков у *Anemone nemorosa* L. и *A. ranunculoides* L. Данные подсчетов приведены в табл. 1 и 2.

ТАБЛИЦА 1

Число лепестков в различных популяциях *A. nemorosa*

№ популяции	5	6	7	8	9	10	11	n	$M \pm m$	σ
1	3	133	10	1	—	—	—	147	6.06±0.03	0.33
2	1	102	22	6	6	3	—	140	6.45±0.08	0.99
3	—	27	36	3	—	—	—	66	6.64±0.05	0.64
4	3	112	12	1	—	—	—	128	6.09±0.03	0.38
5	1	126	43	4	1	—	—	175	6.30±0.04	0.55
6	—	72	33	3	—	—	—	108	6.36±0.05	0.54
7	—	9	5	2	1	—	—	17	6.70±0.23	0.94
8	1	66	31	7	13	2	—	120	6.77±0.10	1.00
9	—	20	26	5	—	—	—	51	6.70±0.09	0.64
10	—	62	34	11	18	2	2	129	6.99±0.10	1.20
11	—	177	76	6	—	—	—	199	6.44±0.04	0.55
12	—	95	49	8	—	—	—	152	6.43±0.05	0.59
13	—	46	20	—	—	—	—	66	6.30±0.05	0.46

Материал собран из следующих мест:

Популяция 1. Новгородская область, окрестн. г. Холм, смешанный лес. 27 V 1969.

Популяция 2. Там же, 3 V 1969.

Популяция 3. Калининская область, окрестн. пос. Плоскошь, разреженный еловый лес на террасе левого берега р. Сережа. 5 V 1969.

Популяция 4. Псковская область, г. Невель, открытый склон у ст. жел. дор. Невель I. 9 V 1969.

Популяция 5. Псковская область, Невельский район, окрестн. пос. Лобок, молодой березовый лес. 8 V 1969.

Популяция 6. Ленинградская область, Лужский район, 112-й км шоссе Ленинград—Псков, еловый лес. 11 V 1969.

Популяция 7. Ленинградская область, пос. Можайский, Воронья гора, в зарослях кустарников. 15 V 1969.

Популяция 8. Ленинградская область, окрестн. пос. Васкелово, сосновый лес. 20 V 1969.
Популяция 9. Ленинградская область, окрестн. пос. Карабсельки, молодой березовый лес. 21 V 1969.
Популяция 10. Ленинградская область, окрестн. пос. Васкелово, еловый лес. 20 V 1969.
Популяция 11. Львовская область, окрестн. г. Борислав, широколиственный лес. 1 V 1971.
Популяция 12. Там же, дубовый лес. 8 V 1971.
Популяция 13. Там же, окрестн. г. Трусковец, широколиственный лес. 10 V 1971.

ТАБЛИЦА 2

Число лепестков в различных популяциях *A. ranunculoides* L.

№ популяции	4	5	6	7	8	9	10	11	n	$M \pm m$	σ
1	—	40	—	—	—	—	—	—	40	—	—
2	—	50	—	—	—	—	—	—	50	—	—
3	—	35	12	3	5	—	—	—	55	5.60±0.13	0.95
4	—	8	3	2	—	—	—	—	13	5.54±0.21	0.76
5	—	94	14	3	1	—	—	—	112	5.21±0.05	0.52
6	—	168	35	3	2	1	1	—	210	5.27±0.05	0.66
7	1	168	21	12	3	—	—	—	205	5.26±0.64	0.64
8	—	263	10	3	—	—	—	—	276	5.06±0.01	0.23
9	—	44	4	3	1	3	—	—	55	5.46±0.13	1.07
10	—	201	11	5	1	—	—	—	218	5.11±0.03	0.41
11	—	71	9	1	—	—	—	—	81	5.13±0.04	0.39
12	1	538	20	2	—	1	—	1	563	5.09±0.01	0.67
13	—	129	—	1	—	—	—	—	130	5.01±0.02	0.18

Материал собран из следующих мест:
Популяция 1. Новгородская область, окрестн. г. Холм, смешанный лес. 3 V 1969.
Популяция 2. Калининская область, окрестн. пос. Плоскошь, левый берег р. Сережа. 5 V 1969.
Популяция 3. Ленинградская область, окрестн. пос. Можайский, Воронья гора, под пологом кустарников. 15 V 1969.
Популяция 4. Ленинград, парк Ботанического инст. АН СССР. 14 V 1968.
Популяция 5. Татарская АССР, окрестн. г. Казани, пристань Моркваши, дубовый лес. 1 VI 1969.
Популяция 6. Татарская АССР, окрестн. г. Казани, ст. жел. дор. «774-й км». 3 VI 1969.
Популяция 7. Там же, пристань Моркваши, широколиственный лес. 2 VI 1969.
Популяция 8. Там же, окрестн. г. Казани, Раифское лесничество, старый сосновый бор. 4 VI 1969.
Популяция 9. Там же, пос. Болгары, заросли кустарника на берегу р. Волги. 5 VI 1969.
Популяция 10. Там же, молодое кленовое насаждение. 5 VI 1969.
Популяция 11. Архангельская область, Котласский район, окрестн. пос. Комарица, по склону оврага. 12 VI 1969.
Популяция 12. Окрестн. г. Кирова, левый берег р. Вятки, открытый склон. 15 VI 1969.
Популяция 13. Архангельская область, окрестн. г. Архангельска, болотистый луг. 18 VI 1969.

Для этих видов были построены дисперсионные комплексы с привлечением имеющегося литературного материала, которые позволили нам изучить их географическую изменчивость.

При составлении подобных комплексов особое внимание приходится уделять репрезентативности исходного материала. Из литературных дан-

ных видно, что число лепестков у растений с неустановившимся их числом может зависеть от большого количества факторов.

Клебс (Klebs, 1906) на основании исследований некоторых видов рода *Sedum* считает, что на число лепестков влияют определенные генетические факторы. Х. Т. Тутаюк (1952), обсуждая вопрос о махровости цветков, включая в рассмотрение и случаи с неустановившимся числом лепестков, считает, что основную роль в изменчивости числа лепестков играют факторы внешней среды. Однако наши данные указывают на несомненное участие генотипа. Так, на общем фоне изменчивости у *A. ranunculoides* (табл. 2) обращают на себя внимание популяции 1 и 2,[1] собранные на расстоянии 50 км друг от друга, первая — в смешанном лесу, вторая — в старом еловом лесу, частично — по открытому склону высокого берега реки, и популяция 13 — с болотистого луга в окрестностях Архангельска, отличающиеся удивительной константностью числа лепестков, хотя экологические условия внутри, в пределах обитания каждой из этих популяций, а тем более между ними, различаются не меньше, чем, например, между отдельными популяциями в окрестностях Казани (№№ 5—8), имеющими между собой значительные отличия в числе лепестков цветка.

И. С. Ромашко (1968) приводит данные о числе лепестков у различных сортов винограда, из которых видно, что способность продуцировать определенное количество цветков с повышенным числом лепестков является для винограда сортовым признаком.

Кроме генетических факторов, которые при полевом исследовании трудно отграничить от экологических и на которые (экологические) обращает внимание большинство авторов работ, цитируемых в нашей статье, изменчивость числа лепестков зависит еще и от фенофазы, во время которой производился сбор материала; эта зависимость была установлена для *A. nemorosa* Лошем (Losch, 1916), для *Ficaria ranunculoides* Велдоном (Weldon, 1901); ее можно проследить также по данным Е. П. Баратынской-Сорокиной (1922) и Юла (Jule, 1901). Зависимость от года сбора была обнаружена у *Anemone patens* А. Я. Гордягиным (1920). Таким образом, для полной репрезентативности в построении дисперсионных комплексов должен быть представлен материал из различных местообитаний, собранный в различные фазы и в разные годы для каждого географического района, материал которого участвует в комплексе.

Дисперсионный комплекс для *A. nemorosa* строился следующим образом:

Группа 1 — район Ленинграда — наши данные (табл. 1), популяции 6—10, а также следующие литературные данные:

Автор	Дата сбора	M	σ	Место сбора
Федоров, 1958	—	6.38	0.71	Ленинградская обл., Приозерский район, окрестн. ст. Отрадное.
Баратынская-Сорокина, 1923	24 V 1921	6.32	0.60	
	29 IV 1921	6.34	0.63	
	6 V 1921	6.17	0.48	
	26 V 1921	6.39	0.73	
	6 V 1921	6.47	0.69	
	26 IV 1921	6.54	0.80	
	19 V 1921	6.89	1.02	
	29 IV 1921	6.79	0.95	
	6 V 1921	6.97	1.09	
	26 IV 1921	6.30	0.59	Ленинградская область, окрестн. г. Пушкина.
	5 V 1921	6.32	0.64	
	5 V 1921	6.98	0.15	
	29 IV 1921	6.44	0.71	
	6 V 1921	6.43	0.80	
	5 1921	6.34	0.67	

[1] В этих популяциях документально зафиксирована небольшая численность растений, однако при просмотре материала порядка нескольких сот экземпляров на месте растения с непятерным околоцветником не были обнаружены.

Регель, 1911	31 V 1909	6.27	0.53	Карельский перешеек.
	24 IV 1909	6.34	0.61	Петербург, Малая Охта.
	14 V 1911	6.55	0.66	Петербург, Парголово.
Шмидт, 1966 г., 1968	1962	6.26	0.54	Ленинградская обл., ст. Тайцы—Пудость.
	1962	6.55	0.80	Там же, ст. Лемболово.

Группа 2 — район Холм — Луга: наши данные (табл. 1), популяции 1—3 и 6.
Группа 3 — район Львова — Невеля — наши данные (табл. 1), популяции 4, 5 и 11—13, а также:

Chmielewski, 1909	IV—V 1909	6.30	0.57	Галиция.

Группа 4 — Англия.

Jule, 1901, цит. по Баратынская-Сорокина, 1923	20 IV 1898	6.55	0.68	Окрестн. Букхама.
	9 IV 1899	6.42	0.69	» »
	21 IV 1898	6.31	0.62	» »
	21 IV 1898	6.76	0.90	» »
	7 V 1898	6.51	0.87	» »
	8 IV 1899	6.63	0.81	» »
	15 IV 1900	6.81	0.80	» »

Группа 5 — Германия.

Losch, 1916	III—IV 1916	6.28	0.56	Окрестн. Гогенхейма.
	III—IV 1916	6.27	0.52	» »
	III—IV 1916	6.61	0.81	» »
	III—IV 1916	6.20	0.49	» »
	III—IV 1916	6.22	0.48	» »
	IV 1916	6.58	0.71	» »
	IV 1916	6.50	0.73	» »

Для *A. ranunculoides* дисперсионный комплекс строился следующим образом:
Группа 1 — район г. Холма. Наши данные (табл. 2). Популяции 1—2.
Группа 2 — район г. Ленинграда. Наши данные (табл. 2). Популяции 3—4.
Группа 3 — район г. Казани. Наши данные (табл. 2). Популяции 5—10.
Группа 4 — северо-восточный район европейской части СССР. Наши данные (табл. 2). Популяции 11—12.
Группа 5 — район г. Москвы.

Александров, 1922	23 IV 1917	5.10	0.48	Москва, Останкино.
	27 IV 1917	5.06	0.32	Там же, Мамонова дача.
	2 V 1917	5.21	0.68	Там же, Нескучный сад.
	30 IV 1917	5.10	0.46	Окрестн. Москвы, Петровское-Разумовское.
	4 V 1917	5.17	0.61	Москва, Воронья гора.

Рассмотрение этих дисперсионных комплексов дало следующие результаты.

Для *A. nemorosa:*

Показатель	Ленинградский район	Холм—Луга	Львов—Невель	Англия	Германия
Число популяций . . .	24	4	6	7	7
Среднее число лепестков для популяций . . .	6.53	6.38	6.31	6.38	6.57
Общее среднее			6.47		

$$\sigma_x^2 = 0.12; \quad \sigma_z^2 = 0.11; \quad F = 1.09 < F_{st.} = 2.8,$$

где σ_x^2 — факториальная варианса; σ_z^2— случайная варианса; F — критерий достоверности по Фишеру.

Для *A. ranunculoides*:

Показатель	р-н Холма	р-н Ленинграда	р-н Казани	Северо-восточный район	р-н Москвы
Число популяций . . .	2	3	6	3	5
Среднее число лепестков для популяций . .	5.00	5.37	5.23	5.08	5.13
Общее среднее			5.18		

$\sigma^2_x = 0.55$; $\sigma^2_z = 0.021$; $F = 2.8$; $F_{st.} = 3.1$.

Выводы

1. Из приведенных выше данных дисперсионного анализа на основании имеющегося довольно значительного материала не удалось с достоверностью показать влияние географической среды — общего климатического фактора, продолжительности светового дня и прочее на число лепестков у видов *A. nemorosa* и *A. ranunculoides*.

2. В то же время существующая достоверная разница между популяциями одного географического района и встречаемость близких средних арифметических числа лепестков в разных районах и в различных местообитаниях говорят о значительном участии внутренних факторов (действующих на ряду с факторами внешней среды) в регулировании числа лепестков у этих видов, причем этот внутренний, генетический фактор может не непосредственно регулировать число лепестков, но понижать или повышать общую жизненность организма.

3. Отсутствие явной географической зависимости делает невозможным использование признака числа лепестков у данных видов для выделения географических рас, которые основывались бы на признаке числа лепестков в цветке.

Вопрос о числе лепестков у видов с субконстантным их числом требует дальнейшей разработки в генетическом и генно-экологическом планах.

ЛИТЕРАТУРА

Александров Л. П. (1923). *Anemone ranunculoides* L. и ее вариации. Бот. мат. Герб. Главн. бот. сада РСФСР, 3, 47—48. — Баратынская-Сорокина Е. П. (1923). Влияние внешних условий на изменчивость околоцветника у *Anemone nemorosa* L. Тр. Петрогр. общ. естествоиспытат., 53, 1. — Гордягин А Я. (1920). Наблюдения над изменчивостью *Anemone patens* L. Тр. Общ. естествоиспытат. при Казанском унив., 49, 5. — Перфильев И. А. (1941). Заметки о некоторых растениях европейского севера СССР. Бот. журн. СССР, 26, 2—3. — Регель Р. Э. (1911). Число чашелистиков у *Anemone nemorosa* L. Тр. бюро по прикладной ботанике, 4, 7. — Ромашко И. С. (1968). Морфологические особенности цветков и соцветий у сортов винограда различного происхождения. Доклады ВАСХНИЛ, 5. — Тутаюк Х. Т. (1952). Анатомо-морфологический анализ махровости покрытосеменных растений. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 7, 3. — Федоров А. А. (1958). Тератогенез и его значение для формо- и видообразования у растений. В кн.: Проблема вида в ботанике, 1. — Шмидт В. М. (1968). О квантированности роста и органогенеза у растений. Вестн. ЛГУ, Биология, 1. — Chmielewski Zd. (1909). Zmiennose kwiatow u. *Anemone nemorosa* L. Kosmos. Lwow, 34. — Jule U. G. (1901). Variation of the number of sepalsin *Anemone nemorosa* L., Biometrica, I. — Klebs G. (1906). Über Variationen der Bluten. Jahrb. Wiss. Bot., 42, 1. — Losch H. (1916). Über die Variation der Anzahl der Sepalen und der Hüllblätter bei *Anemone nemorosa* L. und über den Verlauf der Variation während einer Blütenperiode nebst einigen teratologischen Beobachtungen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 34 : 396—411.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 9 VIII 1971).

УДК 537.533.35 : 581.48 : 582.5/.9

В. Ш. Агабабян

УЛЬТРАТОНКОЕ СТРОЕНИЕ СПОРОДЕРМЫ НЕКОТОРЫХ ПРИМИТИВНЫХ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ

С 3 таблицами рисунков (*см. в конце номера*)

V. SH. AGABABYAN. ULTRASTRUCTURE OF SPORODERM OF SOME PRIMITIVE ANGIOSPERMAE

В статье приводятся результаты сравнительного изучения ультратонкого строения спородермы *Magnolia grandiflora* и *Drimys winteri*. При этом выяснилось, что представители этих родов обладают принципиально одинаковым строением спородермы. На основании изучения морфологии спородермы примитивных покрытосеменных и электронных микрографий *M. grandiflora* и *D. winteri* разработана их стратиграфическая схема.

Применение в палиноморфологии технически более совершенных методов исследования привело к более глубокому проникновению в строение отдельных морфологических структур спородермы пыльцевых зерен. Уже первые работы Афзелиус (Afzelius, 1955, 1956, 1957) по изучению ультратонких структур пыльцевых зерен с применением электронного микроскопа показали перспективность этого метода. Дальнейшее развитие метод электронномикроскопического исследования спородермы получил в работах Эрлиха (Erlich, 1958), Уено (Ueno, 1960), Роули и др., (Rowley и др., 1959), Ларсона и Левис (Larson a. Lewis, 1961, 1962), Ларсона и Скварла (Larson a. Skvarla, 1961), Ларсона (Larson, 1964), Такеока и Стикса (Takeoka a. Stix, 1963), Эрдтмана и Дунбар (Erdtman a. Dunbar, 1966), Гуллваг (Gullvag, 1966) и ряда других авторов, изучавших строение спородермы с применением методик ультратонких срезов и угольных реплик. В последние годы стали появляться работы, выполненные с помощью сканирующего электронного микроскопа.

Занимаясь изучением морфологии пыльцевых зерен примитивных покрытосеменных группы *Magnolianae* (Тахтаджян, 1966, Takhtajan, 1969), мы поставили задачу изучить ультратонкую структуру спородермы двух представителей этой группы, *Magnolia grandiflora* (*Magnoliaceae*) и *Drimys winteri* (*Winteraceae*). Интерес к этим двум видам не случаен. Дело в том, что, по мнению ряда авторов, оба семейства принадлежат к наиболее примитивным представителям покрытосеменных. В то же время глубокие морфологические различия, в том числе и палиноморфологические, дают основание усомниться в их близком родстве. Ряд авторов (Takhtajan, 1959, 1969; Eames, 1961; Агабабян, 1966, 1968; Тахтаджян, 1966) считает, что пути эволюции этих семейств разошлись очень давно и в настоящее время они представляют две самостоятельные линии развития среди современных покрытосеменных.

При изучении ультраструктур спородермы пыльцевых зерен *Magnolia grandiflora* и *Drimys winteri* стояла задача выяснить, в какой мере различается строение спородермы у представителей сем. *Magnoliaceae* и *Winteraceae*, сравнить полученные данные с данными светового микроскопирования и попытаться использовать их для уточнения принципиальной схемы строения и стратиграфии отдельных слоев спородермы покрытосеменных. Для обработки и фиксации пыльцевых зерен была использована методика Афзелиуса (Afzelius, 1957), для приготовления ультратонких срезов методика, описанная Прагловски (Praglowski, 1957), с некоторыми изменениями, внесенными нами на основании личного опыта, исходя из специфичности изученных объектов.

Методика

Пыльцевые зерна (безразлично, свежие или взятые с гербарных образцов) препарируются на предметное стекло, максимально очищаются от примесей посторонних частиц под бинокуляром, подсушиваются, а затем смываются в цен-

трифужную пробирку 96%-м этанолом и дважды проводятся через абсолютный спирт в течение 1.5—2 часов. В дальнейшем материал осаждается на дно пробирки путем центрифугирования, а спирт удаляется. В отличие от Афзелиус мы не обрабатывали предварительно материал ацетолизным методом, что позволило в конечном итоге сохранить и изучить строение внутренних слоев спородермы, непосредственно примыкающих к цитоплазме. Материал фиксировался, по Паладе, четырехокисью осмия на ацетатвероналовом буфере, при pH=7.2 в течении часа. Объект заключался в смесь метакрилатов метила и бутила в соотношении 1 : 4 с применением плоскопараллельной заливки. Полимеризация велась при температуре 70° в течение суток. Ультратонкие срезы толщиной около 600 Å изготавливались на ультрамикротоме «LKB» 4800 Å, с последующим контрастированием цитратом свинца по Рейнольдсу. Срезы изучались и фотографировались на электронном микроскопе «Tesla» 413 Å при ускоряющем напряжении 80 kv. Использовалось электроннооптическое увеличение 5, 10 и 15 тысяч. Для изучения пыльцевых зерен на световом микроскопе использовались препараты, изготовленные упрощенным ацетолизным методом и методом окрашивания основным фуксином.

Ниже приводятся результаты сравнительного изучения спородермы *Magnolia grandiflora* и *Drimys winteri* на световом и электронном микроскопах.

***Magnolia grandiflora* L.** Изученный образец: Сухуми, бот. сад, культ. (Палинотека БИН АН АрмССР, № 7436).

Пыльцевые зерна крупные, билатеральносимметричные, дистально-монокольпатные (анакольпатные), с полюса эллипсоидальные. Борозды узкие, щелевидные, расположены в апертурной зоне на дистальной стороне пыльцевых зерен. Апертурная зона представлена участком эластичной, утонченной спородермы, лишенной сэкзинной орнаментации. Спородерма покровная, мелкогранулированная, с мелкими перфорациями, разбросанными более или менее равномерно по всей поверхности пыльцевого зерна. Оба сэкзинных слоя (экто- и эндосэкзины) пронизаны тонкими канальцами, идущими от перфораций. Отдельные гранулы, обусловливающие скульптурную орнаментацию спородермы, образованы стерженьками с расширенными булавовидными головками, окруженными тегиллюмом. Подстилающий слой базосэкзины гомогенный и канальцы в нем не отмечены. Скульптурные элементы сэкзинных слоев сильно редуцированы в апертурной зоне и часто совсем незаметны. Нэкзина и интина гомогенные, равномерно утолщенные под всей поверхностью пыльцевого зерна. Мембрана борозд образована утонченным участком нэкзины и интины, сэкзинные слои здесь полностью исчезают (табл. I, *1—3*).

При электронномикроскопическом изучении спородермы выяснилось, что в основном стратиграфическое подразделение отдельных слоев спородермы соответствует данным светового микроскопа (табл. II). Эктосэкзина образована сплошным слоем тегиллюма, который окружает головки стерженьков, отмеченные при использовании светового микроскопа как гранулы, разбросанные на поверхности пыльцевого зерна. Часто головки стерженьков сливаются между собой, образуя более крупные гранулоподобные структуры (табл. II, *1*, *2*). Эндосэкзина представлена столбиковым слоем, почти равным по толщине эктосэкзине. Отдельные столбики свободные, реже они сливаются между собой попарно, основаниями погружены в подстилающий их гомогенный слой базосэкзины. Все три сэкзинных слоя являются гомогенными, внутренние структуры здесь не наблюдаются. При контрастировании срезов цитратом свинца по верхней кромке базосэкзины (при увел. 10000) иногда удается наблюдать очень тонкую ламеллятную прослойку (табл. II, *1—3*). Перфорации пронизывают слои экто- и эндосэкзины, в базосэкзине их наблюдать не удалось. Ниже сэкзинных слоев расположены два гомогенных слоя несколько большей плотности, чем сэкзинные; верхний из них — очень тонкий, лежащий за пределами разрешающей способности светового микроскопа, — по всей вероятности, можно идентифицировать как слой мэкзины. К мэкзине прилегает более толстая, но также гомогенная нэкзина (табл. II, *1—4*). Ниже нэкзины наблюдаются два сравнительно рыхлых слоя интины. Верхний образован более или менее горизонтально расположенными тонкими нежными пластинками (ламеллями), нижний слой, подстилающий его, имеет волокнистое строение и непосредственно примыкает к цитоплазме. Внутреннее строение отдельных ламелль и волокон одинаковое, и те и другие имеют мелкогранулярное строение, становящееся особенно хорошо заметным при контрастировании срезов цитратом свинца (табл. II, *1—3*). Верхний ламеллятный слой интины с небольшими лакунами на границе с нэкзиной является экзинтиной, нижний волокнистый слой, примыкающий к цитоплазме, является эуинтиной. Принадлежность к интине внутренних слоев, отмеченных выше, несомненна, так как ниже расположена хорошо сохраняющаяся вакуолизированная цитоплазма с различными включениями. В апертурной зоне слои эктосэкзины и эндосэкзины полностью редуцируются, остается только базосэкзина, поэтому перфорации здесь полностью отсутствуют. Под слоем базосэкзины в апер-

турной зоне расположена утолщенная нэкзина (дифференцировать этот слой на мэкзину и нэкзину с достаточной степенью надежности не удается). Мембрана борозды образована исключительно слоями нэкзины и интины (табл. II, *5*).

Drimys winteri **Forst.** Изученный образец: S. America, Venezuella (Палинотека БИН АН АрмССР, № 6954).

Пыльцевые зерна разнополярные, радиальносимметричные, дистально-монопоратные (анапоратные), уплощенные или слегка вогнутые на дистальном полюсе. соединенные в плотные тетрады, не распадающиеся при обработке. Тетрады в очертании округлые, отдельные пыльцевые зерна, составляющие тетраду, округло-треугольные. Апертуры представлены крупными порами, расположенными на дистальном полюсе и имеющими неправильное очертание. Спородерма покровная, крупносетчатая, неравноячеистая, с изогнутыми, четковидными стенками ячей сетки. В околоапертурной зоне на дистальном полюсе пыльцевого зерна ячеи сетки распадаются на скульптурные элементы, в плане имеющие вид крупных гранул. Сэкзина стерженьковая, с хорошо выраженными цилиндрическими или булавовидными головками, окруженными тегиллюмом, сидящими на относительно коротких столбиках. Нэкзина толстая, гомогенная. В апертурной зоне наблюдается редукция сэкзинных элементов и резкое утолщение нэкзины по краю апертур. Мембрана пор образована слоями сильно редуцированных сэкзины и нэкзины. Подстилающий их слой интины утолщен (табл. I, *4—6*).

Электронномикроскопическим исследованием спородермы *Drimys winteri* было установлено, что эктосэкзина образована головками стерженьков, окруженных тегиллюмом. В отличие от эктосэкзины *Magnolia grandiflora* головки стерженьков у *Drimys winteri* не сливаются полностью с тегиллюмом, а только окружены им. Это хорошо видно на срезах через головки столбиков как поперечных, так и продольных (табл. III, *1—3*). На поперечном срезе головок виден гомогенный слой тегиллюма, окружающий внутренний, более темный, рыхлый слой эктосэкзины. Эндосэкзина гомогенная, состоящая из цилиндрических, иногда сужающихся к основанию столбиков. Эндосэкзина по толщине в 1.5 раза превосходит эктосэкзину. Ножки столбиков свободные и не срастаются между собой (ряд круглых перфораций в эктосэкзине, табл. III, *1*, является артефактом). Подстилающий слой базосэкзины у *Drimys winteri* толстый, имеет одинаковое строение со слоями экто- и эндосэкзины. По наружней кромке базосэкзины проходит очень тонкий зернистый слой, несколько утолщающийся при основании столбиков (табл. III, *1*). Ниже базосэкзины расположен волнистый, неравномерно-утолщенный гомогенный слой нэкзины, к которому плотно примыкает однослойная интина, имеющая волокнистое строение. Апертурная зона с расположенной в центре поровидной апертурой образована резко редуцированной сэкзиной и утолщенными внутренними слоями спородермы. Края апертуры образованы двумя экзинными слоями — мэкзиной и нэкзиной. Мэкзина появляется только в апертурной зоне в виде утолщенного рыхлого слоя, лежащего над более плотным гомогенным слоем нэкзины. Эти два слоя образуют валик, окружающий апертуру по краю. Интина в подапертурной зоне двухслойная. Внешний, более рыхлый ламеллятный слой эксинтины, который в основном образует мембрану апертуры, наблюдается только в апертурной зоне и исчезает за ее пределами. Внутренний слой еуинтины, имеющий волокнистое строение, более или менее равномерно подстилает всю внутреннюю поверхность спородермы, утолщаясь в зоне апертуры и вместе с нэкзиной образуя мембрану апертуры (табл. III, *3*). Пыльцевые зерна *Drimys winteri* соединены в плотные тетрады. Плотность соединения отдельных пыльцевых зерен между собой обусловлена тем, что на проксимальной поверхности микроспор сэкзинные слои утончаются и отдельные столбики соседних пыльцевых зерен плотно входят друг в друга, при этом иногда наблюдается срастание отдельных столбиков соседних зерен. Внутренние промежутки между отдельными столбиками заполнены тегиллюмом, что и обеспечивает плотное соединение отдельных пыльцевых зерен в тетраде (табл. III, *4*).

Электронномикроскопическое изучение спородермы *Magnolia grandiflora* и *Drimys winteri* позволило глубже проникнуть в строение отдельных слоев и сделать несколько существенных поправок к стратиграфическому подразделению спородермы, основанному на изучении ее с помощью светового микроскопа. В первую очередь следует отметить наличие как у *Magnolia grandiflora*, так и у *Drimys winteri* тонкого ламеллятно-гранулярного слоя, расположенного между столбиками по верхней границе базосэкзины. Этот слой хорошо заметен на электронных микрографиях, приводимых рядом авторов: Дунбар (Dunbar, 1967) для *Plumbago capensis*; Роули и Эрдтманом (Rowley a. Erdtman, 1967) для *Populus tremula*; Бортеншлагер (Bortenschlager, 1967) для *Rhynchotheca spinosa*, однако никем из них он не был идентифицирован. Этот слой, очевидно, нельзя считать трифиной (Larson a. Lewis, 1961; Куприянова

и Алешина, 1967), так как пыльцевые зерна подвергались обработке этанолом, растворяющим масла, из которых в основном и состоит трифина. Для обоих изученных видов характерно наличие рыхлого слоя мэкзины, лежащего между базосэкзиной и нэкзиной. Этот слой нами отмечен на всем протяжении спородермы у *M. grandiflora* и в апертурной зоне у *D. winteri*. Куприянова (1956), описавшая мэкзину, считает, что у примитивных покрытосеменных (*Magnolianae*) он отсутствует. Однако, согласно нашим данным, оказалось, что этот слой имеется и у примитивных покрытосеменных. Наконец, очень важен вопрос о внутренних слоях, имеющих ламеллятное строение. Большинство авторов склонны считать эти слои нэкзинными (Rowley, 1960; Larson a. Skvarla, 1961; Rowley a. Dahl, 1962; Куприянова, 1965 г., и др.). Однако в такой интерпретации слой нэкзины получает несколько неопределенное содержание. Очевидно, в изучении внутреннего строения отдельных слоев спородермы важную роль играет методика обработки пыльцевых зерен, применяемая при электронномикроскопических исследованиях. Предварительная обработка пыльцы ацетолизным методом, применяемая большинством авторов, полностью разрушает интину, сохраняя лишь экзинные слои. Поэтому нами было проведено изучение пыльцевых зерен *Magnolia grandiflora* и *Drimys winteri* без предварительной обработки их ацетолизной смесью. Выяснилось, что у таких зерен сохраняются внутренние слои спородермы. Как это видно на приведенных нами электронных микрографиях (табл. II, III), внутренний ламеллятный слой (или слои) интины вплотную примыкает к цитоплазменному содержимому пыльцевого зерна.

Используя данные, полученные с помощью светового и электронного микроскопов, мы предлагаем следующий унифицированный вариант принципиальной схемы строения слоев спородермы пыльцевых зерен примитивных покрытосеменных, составленную с учетом стратификационных схем, предложенных ранее (Erdtman, 1952; Куприянова, 1956; Tomsovič, 1960; Алешина, 1962; Куприянова и Алешина, 1967).

СХЕМА СТРОЕНИЯ СПОРОДЕРМЫ ПРИМИТИВНЫХ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ

ЭКЗИНА / EXINA {
- Слой Афзелиус (только для э. м.)
- Синэкзина (Synexina)
- Супратегиллюм (Suprategillum)
- Сэкзина (Sexina)
  - Эктосэкзина (ectosexina, tegillum)
  - Эндосэкзина (endosexina, columellae)
  - Неидентифицированный слой (трифина?)
  - Базосэкзина (basosexina, pedicularium)
- Мэкзина (Mexina)
- Нэкзина (Nexina)

ИНТИНА / INTINA {
- Эксинтина (exintina)
- Еуинтина (euintina)

Примечание. Левые заглавные буквы — обозначения, принятые в отечественной литературе; правые — обозначения в латинской транскрипции.

ЛИТЕРАТУРА

Агабабян В. Ш. (1966). Палинология некоторых примитивных покрытосеменных. Сообщение I. Биолог. журн. Армении, XIX, 11. — Агабабян В. Ш. (1968а). Палинология некоторых примитивных покрытосеменных. Сообщение II. Биолог. журн. Армении, XXI, 5. — Агабабян В. Ш. (1968б). Заметки о морфологической эволюции микроспор *Magnolianae*. Биолог. журн. Армении, XXI, 3. — Алешина Л. А. (1962). Критический обзор новейших работ по строению оболочки пыльцевых зерен покрытосеменных растений. Бот. журн., 47, 8. — Куприянова Л. А. (1956). К вопросу о строении оболочки пыльцевых зерен. Бот. журн., 41, 8. — Куприянова Л. А. и Л. А. Алешина. (1967). Палинологическая терминология покрытосеменных растений. — Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. — Afzelius B. M. (1955). On the fine structure of the pollen wall in *Clivia miniata*. Bot. not., 108. — Afzelius B. M. (1956). Electron microscope investigation into exina stratifications. Grana Palynologica, I, 2. —

A f z e l i u s B. M. (1957). On new methods in physical cell research and their application in studies of pollen grains and spores. In Erdtman's «Pollen and spore morphology (*Gymnospermae*, *Pteridophyta*, *Bryophyta*)». — B o r t e n s c h l a g e r S. (1967). Vorläufige Mitteilungen zur Pollenmorphologie der Familie der Geraniaceen und ihre systematische Bedeutung. Grana Palynologica, 7, 2—3. — D u n b a r A. (1967). Wachs im sporoderm von *Plumbago capensis* Thunb. Grana Palynologica, 7, 1. — E a m e s A. J. (1961). Morphology of the angiosperms. — E r d t m a n G. (1952). Pollen morphology and plant taxonomy. — E r d t m a n G. a. A. D u n b a r. (1966). Notes on electron micrographs illustrating the pollen morphology in *Armeria maritima* and *Armeria sibirica.* Grana Palynologica, 6, 3. — E r l i c h H. G. (1958). Electron microscope studies in *Saintpaulia ionantha* Wendl. pollen walls. Exp. Cell. Res., 150. — G u l l v a g B. (1966). The fine structure of the pollen grain of *Clivia miniata.* Grana Palynologica, 5, 3. — L a r s o n D. A. (1964). Further electron microscopic studies of exine structure and stratification. Grana Palynologica, 5, 3. — L a r s o n D. A. a. C. L e w i s. (1962). An electron microscope study of exine stratification and fine Amer. J. Bot., 48, 10. — L a r s o n D. A. a. C. W. L e w i s. (1962). Pollen wall development in *Parkinsonia aculeata.* Grana Palynologica, 3, 3. — L a r s o n D. A. a. I. S k v a r l a. (1961). The morphology and fine structure of pollen of *Polygala alba* Nutt. and *P. incarnata* L. Pollen et Spores, 3, 1. — L a r s o n D. A., I. S k v a r l a a. C. L e w i s. (1962). An electron microscope study of exine stratification and fine structure. Pollen et Spores, 4, 2. — P r a g l o w s k i J. R. (1957). On the cutting of ultra-thin sections. In Erdtman's «Pollen and spore morphology (*Gymnospermae*, *Pteridophyta*, *Bryophyta*)». — R o w l e y J. R. (1960). The fine structure of the pollen wall in the *Commelinaceae.* Grana Palynologica, 2, 1. — R o w l e y J. R. a. A. D a h l. (1962). The aperture of the pollen grains in *Commelinaceae.* Pollen et Spores, 4, 2. — R o w l e y J. R. a. G. E r d t m a n. (1967). Sporoderm in *Populus* and *Salix.* Grana Palynologica, 7, 2—3. — R o w l e y J. R., K. M ü h l e n t h a l e r a. F r e y - W i s s l i n g. (1959). A route for the transfer of materiales through the pollen grain wall. The Journ. of Biophysical and Biochemical cytology, 3, 3. — T a k e o k a M. a. E. S t i x. (1963). Pollen walls in some Scandinavian *Betulaceae.* Grana Palynologica, 4, 2. — T a k h t a j a n A. (1959). Die Evolution der Angiospermen. — T a k h t a j a n A. (1969). Flowering plants: origin and dispersal. — T o m s o v i č P. (1960). Bemerkungen zum Teibac des Sporoderms und zu seiner Terminologie. Preslia, 32, 2. — U e n o J. (1960). On the fine structure of the cell walls of some gymnosperm pollen. Biol. Journ. of Nara Womens University, 10.

Ботанический институт
Академии наук
Армянской ССР,
Ереван.

(Получено 13 V 1970).

581.8 : 581.45 : 582.635.3

А. С. Дариев

СРАВНИТЕЛЬНОАНАТОМИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ТРИБЫ *HIBISCEAE*.

II. ИССЛЕДОВАНИЕ ЛИСТА ПЯТИ ВИДОВ *THESPESIA* SOLAHD ET CORR.

С 1 рисунком

A. S. D A R I E V. COMPARATIVE ANATOMICAL INVESTIGATION OF REPRESENTATIVES OF TRIBE *HIBISCEAE*. II. STUDY OF LEAVES OF FIVE SPECIES FROM *THESPESIA* SOLAND ET COR.

На основании изучения пяти видов *Thespesia* установлены коррелятивные связи между величиной коэффициента палисадности и площадью сечения проводящего пучка главной жилки, между густотой волосков и числом устьиц на нижней эпидерме листа.

Констатировано наличие у видов *Thespesia* трех типов устьичного аппарата (анизоцитный, парацитный и переходный между ними).

Виды *Thespesia* — деревья или кустарники различной высоты (от 1 до 15 м), расположенные в лесах и прибрежных морских полосах тропиков обоих полушарий (Engler u. Prantl, 1895; Hutchinson, 1947; Borssum

Waalkes, 1966—1967). Число видов в трактовке различных авторов неодинаково. По Говарду (Goward, 1949), их пять, Хатчинсон (Hutchinson, 1947), перу которого принадлежит наиболее полная монография рода *Thespesia*, указывает 8 видов, включая монотипические роды *Montezuma* Sesse et Moc., *Azanza* Alefeld и *Atkinsia* How. По данным Борсум Ваалькес (Borssum Waalkes, 1966—1967), их 15, включая пять новых описанных им видов. Ф. М. Мауер (1954), монограф рода *Gossypium*, относительно числа видов *Thespesia* придерживается системы Хатчинсона.

В литературе почти нет работ, посвященных анатомическому строению листа видов *Thespesia*. Листья видов *Thespesia* цельные или широко 3(5)-лопастные, с пельтатными или звездчатыми волосками.

По признакам анатомо-морфологического строения листа виды *Thespesia* (за исключением *Th. camphylosiphon*, который стоит особняком) приближаются к диким видам хлопчатника Нового Света и Австралии. Проведенное нами анатомическое исследование листьев представителей *Thespesia* дополняет характеристику этих видов, что необходимо для выяснения родственных связей как внутри рода, так и между ним и родом *Gossypium*, считающимся наиболее близким к нему.

Янгман и Панде (Jungmann a. Pande, 1929) в результате исследования происхождения и эволюции волосков у некоторых представителей *Gossypium* и *Thespesia* пришли к выводу, что простые одноклеточные и двухклеточные волоски произошли от пельтатных в результате потери отдельных частей последними. Кунтце (Kuntze, 1891), изучавший строение листа у растений сем. *Malvaceae*, сообщает о коррелятивной связи между густотой волосков и числом устьиц на нижней эпидерме. По Меткафу и Чоку (Metcalfe a. Chalk, 1965), для представителей *Malvaceae* характерен аномацитный тип устьичного аппарата. Этими авторами с различной полнотой изучены лист и стебель лишь двух видов *Thespesia* — *Th. macrophylla* и *Th. populnea*.

Задачей нашей работы является сравнительноанатомическое изучение листьев нескольких видов *Thespesia*, различающихся по форме и размерам листа и географическому распространению, с целью установления признаков отличия и сходства с родом *Gossypium*.

Нами изучено строение листа следующих пяти видов: *Th. lampas* Dalz. et Gib., *Th. populnea* Corr., *Th. grandiflora* DC., *Th. danis* Oliv., *Th. camphylosiphon* Rolfe. Листья первых двух видов взяты с живых растений из коллекции Института экспериментальной биологии растений АН УзССР, листья остальных видов изучены по гербарным образцам гербария Ботанического института АН СССР.

Полученные нами цифры, характеризующие отдельные признаки (число слоев мезофилла, толщина пластинки листа, число эпидермальных клеток, устьиц, волосков на 1 мм^2), представляют собой среднее арифметическое из 10—15 измерений, проведенных на препаратах, приготовленных из трех-пяти листьев.

Результаты исследования

Наружные стенки клеток верхней эпидермы изученных видов *Thespesia*, как правило, более или менее утолщены по сравнению с таковыми нижней эпидермы. Очертания стенок прямолинейные, реже — слабо извилистые, в проекции многоугольные или слегка вытянутые; стенки клеток нижней эпидермы извилистые или слабо извилистые, в проекции распластанные или слегка вытянутые. Устьичный аппарат парацитного типа (за исключением *Th. populnea*, у которого устьичный аппарат анизоцитный) (см. рисунок, *4, 6*) и переходного между пара- и анизоцитным типами; в этом случае две клетки располагаются почти параллельно длинной оси щели устьица, третьи — на одном из ее полюсов (см. рисунок, *1, 3, 9, 12*). Клетки на обеих поверхностях эпидермы листа, расположенные над проводящими пучками листа с прямолинейными стенками и вытянутой формы, большинство из них содержат слизи, их размеры

в 2—3 раза превышают размеры других эпидермальных клеток. Листья видов из пяти у трех изученных почти голые — у *Th. grandiflora* и *Th. danis* они опушены редко расположенными пельтатными волосками, у *Th. populnea* — редкими пельтатными и короткими звездчатыми волосками. Листья у *Th. lampas* сверху почти голые, снизу чаще войлочноопушенные, у *Th. camphylosiphon* — сверху опушены короткими звездчатыми, снизу — войлочными.

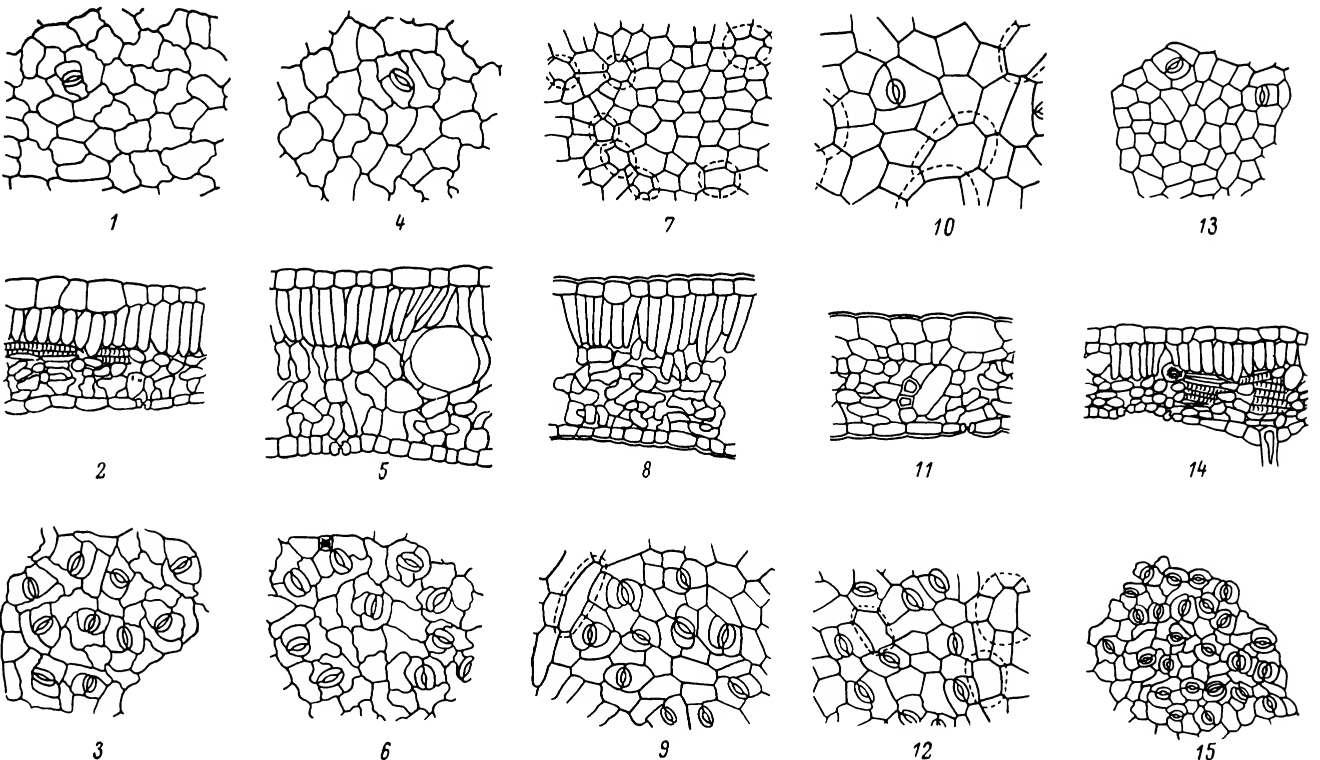
У изучаемых видов листья имеют дорзивентральное строение: один слой палисадной и три (реже четыре) слоя губчатой ткани (см. таблицу и рисунок, *2*, *5*, *8*, *11*, *14*). Виды отличаются величиной площади поперечного сечения проводящего пучка главной жилки. Она очень мала у *Th. danis*, велика у *Th. grandiflora*; другие виды по этому признаку занимают промежуточное положение.

У видов *Thespesia* наблюдается определенная корреляция между величиной площади поперечного сечения проводящего пучка и коэффициентам палисадности. Например, самый малый коэффициент палисадности (21) у *Th. danis*; у которого площадь поперечного сечения проводящего пучка (26%) также мала, наиболее значительная она (58%) у *Th. camphylosiphon*, вида, который имеет наибольший коэффициент палисадности (54). Такая же закономерность наблюдалась нами у видов хлопчатника (Дариев, 1971).

Для листьев названных видов *Thespesia* характерны признаки мезофильного строения, дорзи-

Признаки эпидермы и поперечного сечения листа видов *Thespesia* Soland. et Corr.

Вид	Географическое распространение	Верхняя эпидерма				Нижняя эпидерма				Мезофилл						Величина площади поперечного сечения проводящего пучка (в % от площади сечения главной жилки)
		число устьиц на 1 мм²	число эпидермальных клеток на 1 мм²	число слизистых клеток на 1 мм²	число волосков на 1 мм²	число устьиц на 1 мм²	число эпидермальных клеток на 1 мм²	число слизистых клеток на 1 мм²	число волосков на 1 мм²	толщина пластинки листа (в мм)	высота клеток палисадной паренхимы (в мм)	число слоев палисадной ткани	число слоев губчатой ткани	коэффициент палисадности	коэффициент водоносности	



Анатомическое строение верхней эпидермы, поперечного среза листа и нижней эпидермы видов *Thespesia*.

1, 2, 3 — *Th. lampas*; *4, 5, 6* — *Th. populnea*; *7, 8, 9* — *Th. grandiflora*; *10, 11, 12* — *Th. danis*; *13, 14, 15* — *Th. camphylosiphon*; пояснения в тексте.

вентральность и рыхлая губчатая ткань. Виды отличаются друг от друга размерами эпидермальных клеток, числом устьиц, типом устьичного аппарата, толщиной пластинки листа. Характерными признаками для разграничения видов *Thespesia* можно считать следующие: коэффициент палисадности и водоносности, площадь поперечного сечения проводящего пучка главной жилки; число слоев палисадной и губчатой ткани, почти полное отсутствие устьиц на верхней эпидерме, наличие прямых коррелятивных связей между коэффициентом палисадности и площадью сечения проводящего пучка главной жилки, между густотой волосков и числом устьиц на нижней эпидерме (см. таблицу).

Обсуждение

Изучение анатомического строения листьев некоторых видов рода *Thespesia,* считающегося наиболее вероятным предком рода *Gossypium* (Мауер, 1954), позволяет выявить ряд общих признаков, свойственных этому роду и характерных для *Thespesia*, а также проследить сходства и различия между обоими родами.

Для изученных нами видов характерны листья с цельными краями, отличающиеся по форме и размерам. У *Th. lampas* и *Th. populnea* листья сравнительно крупные (соответственно 15×16 и 14×15 см); форма листа у первого вида яйцевидная, слабо трехлопастная, с заостряющейся верхушкой, у второго — овально-сердцевидная с заостренной верхушкой. Такие же листья имеют дикие виды *Gossypium* — *G. davidsonni* и *G. raimondii.* Листья *Th. grandiflora* более крупные (17×18 см), у *Th. danis* — совсем небольшие (8×8.5 см); для обоих этих видов типична округлая или округло-овальная форма листа. Листья такой формы характерны для австралийских видов хлопчатника — *G. thespesioedes* (Benth.) F. Müll. и *G. flaviflorum* (F. Müll.) Tod. секции *Thespesiastra* (Дариев, 1971). Жилкование названных видов *Gossypium* и *Thespesia* одного типа — трех- или пятипальчатое. *Th. camphylosiphon* по форме листа и жилкованию отличается как от других видов этого рода, так и от рода *Gossypium.* Листья *Th. camphylosiphon* продолговатые, с резко суживающейся верхушкой, жилкование перистое. Этот вид можно считать наиболее примитивным в роде.

Подобно видам секции *Thespesiastra* рода *Gossypium,* у названных видов много слизистых клеток на верхней эпидерме и они отсутствуют или встречаются очень редко на нижней эпидерме, за исключением *Th. danis*, где их много и на той и на другой эпидерме.

Сферические полости (коричневые железки), отмеченные еще Дюмоном (Dumont, 1887) для некоторых растений порядка *Malvales,* хорошо развиты в мезофилле листа всех видов *Thespesia.*

Анализ полученных данных позволяет сблизить *Th. lampas* и *Th. populnea* с дикими американскими видами хлопчатника — *G. davidsonii* Kellog и *G. raimondii* Ulbr. секции *Integrifolia* — по форме листа, характеру его жилкования и по типу устьичного аппарата.

Th. grandiflora и *Th. danis* имеют много общих признаком с дикими австралийскими видами хлопчатника (секция *Thespesiastra*): таковы форма и характер жилкования листа, редкость устьиц на верхней эпидерме, мелкоклеточность нижней эпидермы, наличие большого числа слизистых клеток в тканях листа.

Продолговатая форма листа и его перистое жилкование, парацитный тип устьичного аппарата у *Th. camphylosiphon* не только подчеркивают удаленность данного вида от представителей *Gossypium,* но и позволяют подчеркнуть его обособленность среди других видов рода *Thespesia.*

ЛИТЕРАТУРА

Дариев А. С. (1971). Анатомическое строение листьев некоторых видов рода *Gossypium* L. Бот. журн., 56, 6. — Мауер Ф. М. (1954). Происхождение и систематика хлопчатника. I. — Borssum Waalkes J. van. (1966—1967). Malesian *Malvaceae* revised. Blumea, 14, 1—2. — Dumont A. (1887). Recherches sur

l'anatomy comparée des Malvacees, Bombacees, Tiliacees, Sterculiacees. Ann. Sci. Nat. Bot., (7) 6. — Engler A. u. K. Prantl. (1895). Die natürlichen Pflanzenfamilien, 3. — Goward R. A. (1949). *Atkinsia* gen. nov., *Thespesia* and related West Indian genera of the *Malvaceae*. Bull. Torr. Bot. Club, 76, 1—2. — Hutchinson J. B. (1947). Notes on the classification and distribution of genera related to *Gossypium*. New Phytologist, 46, 1. — Joungmann W. A. a. S. S. Pande. (1929). The epidermal outgrowths of the genera *Thespesia* and *Gossypium*; a morphological study throwing some light upon the evolution of the hairs constituting commercial cotton. Ann. Bot., 43. — Kuntze G. (1891). Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Malvaceen. Bot. Centrbl., 45. — Metcalfe C. R. a. L. Chalk. (1965). Anatomy of the dicotyledons, I.

г. Ташкент. (Получено 6 VIII 1970).

УДК 581.524.44 : 582.736 : 581.526.53 +519.3

Ч. Санчир, Р. Ш. Кашапов, Б. М. Миркин и Д. Цагаанмаам

О МИКРОГРУППИРОВКАХ *CARAGANA MICROPHYLLA* (PALL.) LAM. В СУХИХ СТЕПЯХ СРЕДНЕ-ХАЛХАССКОГО РАЙОНА МОНГОЛЬСКОЙ НАРОДНОЙ РЕСПУБЛИКИ

С 1 рисунком

CH. SANCHIR, R. SH. KASHAPOV, B. M. MIRKIN AND D. TSAGAANMAAM. ON MICROGROUPS OF *CARAGANA MICROPHYLLA* (PALL.) LAM. IN DRY STEPPES OF MIDDLE-KHALHASS REGION OF MONGOLIA

В статье рассматриваются по материалам Совместной Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции результаты изучения влияния *Caragana microphylla* на травяные синузии сухой степи Монголии. Показано, что большинство видов относятся к пологу кустарника нейтрально или отрицательно. Исключение составляет *Stipa krylovii*, имеющий повышенную встречаемость в куртине караганы.

Карагана мелколистная *Caragana microphylla* широко распространена в сухих степях Монгольской Народной Республики и сопредельных районах Бурятии и Тувы на территории СССР (Юнатов, 1950, 1954; Грубов, 1955; Лавренко, 1956). А. А. Юнатов (1954 : 244), в частности, пишет: «К. мелколистная — ландшафтное растение степных районов Монголии... является характерным компонентом змеевково-тырсовых степей, образуя своеобразные кустарниково-злаковые мозаичные ассоциации». Е. М. Лавренко (1951, 1952), специально изучавший мозаичность карагановых степей, подчеркивает, что куртины караганы задерживают песок, пыль и растительные остатки, переносимые ветром. Оседая, этот материал со временем образует невысокие бугорки. Зимой в куртинах задерживается снег. Вследствие этого, а также в результате прямого затенения пологом кустарника внутри куртины и в пограничной зоне формируются специфические условия, что ведет к образованию мозаичности. Причем два типа микрогруппировок (микроассоциаций в понимании П. Д. Ярошенко, 1961, и др.) хорошо различаются на глаз.

Порождаемая куртинами мозаичность фитоценозов сухих степей Монголии является частным случаем проявления неоднородности растительного покрова, связанной с распространением кустарниковых синузий в степной зоне Евразии, что служило предметом специального обсуждения в работах Е. М. Лавренко (1956) и З. В. Карамышевой (1959).

Однако при многочисленности описаний мозаичности кустарниковых степей в литературе отсутствуют попытки количественно взвесить роль полога кустарника в формировании неоднородности травяных синузий степи. Эту задачу авторы попытались выполнить во время работ ботанико-кормового отряда Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции АН СССР и АН МНР в июле 1970 г. на территории госхоза

Чойр Восточно-Гобийского аймака Монгольской Народной Республики.[1]

Район исследования представляет собой слабоувалистую равнину, занятую весьма однородными караганово-тырсово-змеевковыми степями, характерными для подзоны сухих степей Монголии. При общем проективном покрытии 30—40% преобладающими растениями являются *Cleistogenes squarrosa, Stipa krylovii, Artemisia frigida, Agropyrum cristatum, Koeleria cristata, Leymus chinensis.* В северной части госхоза появляется *Poa attenuata,* в южной — *Allium polyrrhizum, Iris tenuifolia.* На этом фоне равномерно разбросаны кусты *Caragana microphylla.*

Почвы района исследований каштановые, пятнами солонцеватые, с признаками былого олуговения, легко- и среднесуглинистые.

Для изучения мозаичности было выбрано четыре участка карагановой степи.

Полные списки видов и степень их участия в сложении ценозов приводятся ниже при характеристике микрогруппировок. Здесь отметим лишь, что участок 1 должен быть отнесен к ассоциации Caragana microphylla + Cleistogenes squarrosa + Poa attenuata, а участки 2, 3, 4, — к ассоциации Caragana microphylla + Cleistogenes squarrosa. Группа Cleistogenes squarrosa, на основании которой даны наименования, включает свиту элементов сухих степей этого района — *Stipa krylovii, Artemisia frigida, Koeleria cristata* и др. Подробнее вопросы классификации сухих степей госхоза Чойр будут обсуждены в специальной нашей работе, которая готовится к публикации.

При сборе фактического материала авторы поставили задачу — получить для каждого участка репрезентативную выборку описаний куртин. Для этого использовались 50-метровые шнуры на кольях, при помощи которых прокладывался змеевидный ход из 500-метровых трансект, проведенных друг к другу под углом 45°. По ходу трансект отмечались все куртины караганы, которых касались шнуры. Для каждой куртины учитывались: длина окружности (при помощи рулетки), плотность (покрытие) куртины в процентах и составлялся список встреченных внутри куртин видов с указанием их покрытия в баллах. Параллельно для каждой выборки описывалось 100 контрольных площадок 1×0.5 м, характеризующих растительность микрогруппировок без *Caragana microphylla.* Площадки контроля закладывались рядом с каждой третьей куртиной.

В табл. 1 приведена общая характеристика описанных выборок микрогруппировок караганы, а в табл. 2 — контролей для каждой выборки. В последнем случае приведены только те виды, которые хотя бы в одной из выборок были встречены с постоянством выше 20%. Для каждого вида указаны в числителе 80%-е эмпирические доверительные интервалы покрытия в баллах (1 — до 5%, 2 — 6—15%, 3 — 16—25%, 4 — 26—50%,

ТАБЛИЦА 1

Общая характеристика микрогруппировок исследованных участков *Caragana microphylla*

Номер выборки	Общая длина трансект (в м)	Общее количество куртин (шт.)	Количество куртин на 1 га (шт.)	Средняя длина окружности (в м)	Средняя площадь куртин (в м²)	Суммарная площадь куртин на 1 га (в га)
I	2050	300	225	5.47	2.38	0.05
II	5400	349	50	3.42	0.92	0.005
III	1600	322	441	3.40	0.92	0.04
IV	1100	261	576	3.25	0.82	0.05
Всего	—	1232	—	—	—	—

[1] Работа выполнена под руководством Б. М. Миркина. При сборе материала также приняли участие В. С. Мухаметшина, Б. Жавзан и Х. Тулга.

ТАБЛИЦА 2

Характеристика микрогруппировок сухой степи с *Caragana microphylla* (контрольные участки вне куртин)

Вид	Выборка			
	I	II	III	IV
Artemisia frigida Willd.	1—2/1 / II	1—2/1 / I	0—1/1 / III	0—1/1 / III
Carex duriuscula C. A. Mey.	1—1/1 / II	1—1/1 / II	1—2/1 / II	1—1/1 / III
Cleistogenes squarrosa (Trin.) Keng.	2—3/2 / II	1—2/2 / II	1—2/2 / III	1—2/1 / II
Leymus chinensis (Trin.) Tzvel.	1—2/1 / II	0—1/1 / III	1—2/1 / II	0—1/0 / IV
Koeleria cristata (L.) Pers.	2—3/3 / II	0—1/0 / IV	0—1/1 / III	0—1/1 / III
Stipa krylovii Roshev.	0—1/0 / VI	0—1/1 / IV	0—1/0 / IV	1—1/1 / III
Allium bidentatum Fisch. ex Prokh.	0—1/0 / IV	0—1/0 / IV	0—1/0 / IV	0—1/0 / IV
Heteropappus hispidus (Thunb.) Less.	0—1/0 / VI	0—1/1 / III	0—1/1 / III	0—1/1 / III
Agropyrum cristatum (L.) Gaertn.	+	0—1/0 / IV	0—1/1 / III	0—1/1 / III
Allium tenuissimum L.	+	0—1/0 / IV	+	0—1/1 / III
Artemisia adamsii Bess.	0—1/0 / IV	+	0—1/0 / IV	—
Ptilotrichum elongatum (Steph.) C. A. Mey.	+	+	0—1/1 / III	0—1/1 / III
Potentilla bifurca L.	0—1/0 / IV	+	0—1/0 / IV	+
Allium mongolicum Rgl.	—	+	—	0—1/0 / IV
A. odorum L.	—	—	—	0—1/1 / III
Cymbaria dahurica L.	+	+	+	0—1/0 / IV
Caragana pygmaea (L.) DC.	+	0—1/0 / IV	+	+
Dontostemon integrifolius (L.) C. A. Mey.	+	—	0—1/0 / IV	+
Haplophyllum dauricum (L.) G. Don.	+	+	+	0—1/0 / IV
Convolvulus ammanii Desr.	+	+	+	0—1/0 / IV
Ephedra sinica Stapf	—	0—1/1 / III	—	—
Poa attenuata Trin.	0—1/0 / IV	—	—	—

Примечание. Виды V класса постоянства отмечены знаком «+».

5 — свыше 50%) и медианы покрытия, а в знаменателе — классы постоянства (I — 100%, II — 99—80%, III — 79—50%, IV — 49—20%, V — 19—1%).

Из табл. 1 видно, что количество куртин *Caragana microphylla* в пересчете на гектар варьирует значительно, от 50 до 576, причем площадь, приходящаяся на микрогруппировки караганы, может соответственно меняться, от 0.5 до 5% от площади всего фитоценоза.[1] Фактором, контролирующим численность куртин, по-видимому, является солонцеватость почвы, к которой кустарник относится отрицательно, хотя последнее положение нуждается в дополнительной проверке. Размер куртин, по всей вероятности, связан с интенсивностью использования участка под выпас. На участке первой выборки травостой не был нарушен выпасом вследствие удаленности его от мест водопоев, три прочих участка интенсивно используются под выпас, что способствует формированию сравнительно небольших и плотных куртин.

Характеристика выборок площадок контроля (табл. 2) позволяет видеть, что для всех четырех участков ядро основных видов сохраняется постоянным. В то же время отметим, что на участке I в число видов четвертого класса постоянства попал мятлик *Poa attenuata*, свойственный более северным типам степей, в то время как на четвертом участке аналогично повысилась встречаемость *Allium mongolicum*, *Convolvulus ammanii*, *Haplohyllum dauricum*, что показывает близость растительности этого участка к более южным вариантам сухих степей. На участке II специфичным видом являлась *Ephedra sinica*. Различия растительности участков связаны, по-видимому, с их географическим положением, поскольку все они образуют ряд ориентации I—II—III—IV с севера на юг с удаленностью крайних членов ряда на 60 км. При резкой континентальности монгольского климата это расстояние оказывается существенным.

Для анализа структуры микрогруппировок с *Caragana microphylla* были проведены несложные статистические операции; данные о плотности, видовой насыщеннности и длине окружности куртин были подвергнуты полному корреляционному анализу (Плохинский, 1970), кроме того, была сопоставлена встречаемость наиболее постояннных видов в куртинах разного размера и на контроле.

В результате обработки данных было доказано, что если плотность и длина окружности варьируют независимо (табл. 3), т. е. при любом размере куста он может быть и рыхлым и плотным, то видовая насыщенность связана как с длиной окружности, так и с ее плотностью.

ТАБЛИЦА 3

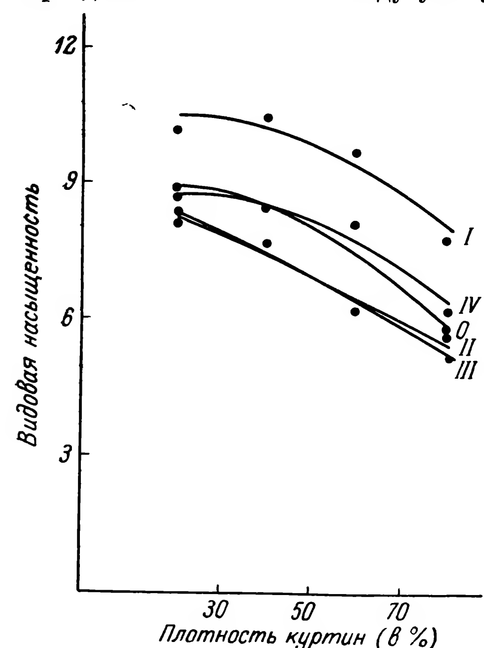
Результат полного корреляционного анализа важнейших признаков куртин *Caragana microphylla* (n-1232)

Коррелирующий признак	Коэффицент корреляции r	Критерий (Фишера) достоверности коэффициента корреляции (Fr^2)	Квадрат корреляционного отношения (η^2)	Критерий (Фишера) достоверности корреляционного отношения ($F\eta^2$)	Критерий (Фишера) достоверности криволинейной связи ($F\xi$)
Видовая насыщенность — покрытие куртин	—0.3	121	0.10	45	6.8
Видовая насыщенность — длина окружности	0.59	632	0.34	193	—
Плотность куртин — длина окружности	—0.09	11	—	—	—

[1] Все расчеты площадей весьма приблизительны, так как было сделано допущение, что форма куртин круглая, хотя на самом деле нередко куртины имели форму овала. Данные А. А. Юнатова (1954), который считает, что на куртины караганы приходится 8—15% площади, тем не менее представляются несколько завышенными.

Зависимость видовой насыщенности от площади учета общеизвестна и не является специфической закономерностью описываемых микрогруппировок, но криволинейная отрицательная связь видовой насыщенности и плотности куртины заслуживает большего внимания, так как отражает фитоценотический эффект доминирования *Caragana microphylla*. Чем плотнее куст, тем меньшее число видов способно селиться под его пологом. На рисунке показаны эмпирические линии регрессии, иллюстрирующие приведенные на таблице корреляционные отношения. На всех четырех участках и в объединенной выборке видовая насыщенность с повышением покрытия достоверно падает.

Задача сопоставления встречаемости видов в куртинах разного размера достаточно сложна ввиду уже упомянутой неспецифической закономерности повышения встречаемости при увеличении размера площадки учета. Поэтому, если встречаемость в куртине выше, чем на контрольной площадке, но последняя меньше по площади, сопоставлять такие данные обычным способом нельзя. Однако это не исключает возможности достоверного вывода в случае, если встречаемость на меньшей по размеру площади учета оказалась выше, чем в большей по площади куртине. На табл. 4 показана группа видов, которая на куртинах, значительно превышающих размеры контроля, достоверно понизила встречаемость (достоверность устанавливалась по критерию φ, Плохинский, 1970). Эта группа образована *Allium bidentatum*, *Cleistogenes squarrosa*, *Koeleria cristata*, *Artemisia frigida*, *Ptilotrichum elongatum*, *Heteropappus hispidus*, *Artemisia adamsii*, *Potentilla bifurca*, *Carex duriuscula*.



Влияние плотности куртин на видовую насыщенность.

I, II, III, IV — номера выборок; О — обобщенная выборка.

Тенденцию к снижению встречаемости в микрогруппировках караганы показали также *Allium tenuissimum, Leymus chinensis, Cymbaria dahurica.*

Установление фактов повышения встречаемости в микрогруппировках караганы оказалось весьма сложным, так как выбранный контроль по площади соответствовал только куртинам с длиной окружности до 2.5 м. Учитывая выровненность участков, где проводился сбор исходных данных, мы допустили объединение контрольных площадок по 2, 3 и 4, чтобы приблизить их площадь к площади микрогруппировок классов, выделенных по длине окружности. Понятно, что укрупнение контрольных площадок повлекло повышение встречаемости всех видов, однако для некоторых из них (*Agropyrum cristatum, Salsola collina, Dontostemon integrifolius*) была установлена тенденция повышения встречаемости в куртинах караганы, а для *Stipa krylovii* в двух случаях даже констатировано достоверное увеличение встречаемости в микрогруппировках с кустарником по сравнению с участками, где он отсутствует. Поскольку соответствие площади контроля и размера дернины неполное, мы оценивали достоверность разности на уровне 99%, что уменьшало возможности ошибок.

Интерпретация выявленных закономерностей достаточно сложна, однако можно предположить, что у ковыля Крылова имеет место слабое фи-

ТАБЛИЦА 4

Изменение встречаемости некоторых видов травянистых растений под пологом куртин *Caragana microphylla* разных размеров
(в знаменателе показана встречаемость на контроле)

Вид	Длина окружности куртин (в м)															
	1-я выборка				2-я выборка				3-я выборка				4-я выборка			
	< 2.5	2.51—5.0	5.01—7.5	> 7.5	< 2.5	2.51—5.0	5.01—7.5	> 7.5	< 2.5	2.51—5.0	5.01—7.5	> 7.5	< 2.5	2.51—5.0	5.01—7.5	> 7.5
а) Индифферентные виды:																
Caragana pygmaea (L.) DC.	—	0.24/0.15	0.43/0.33	0.69/0.44	—	0.22/0.27	0.36/0.56	0.69/0.71	—	0.19/0.08	0.17/0.21	0.36/0.24	—	0.18/0.13	0.42/0.33	0.45/0.36
б) Виды, повышающие встречаемость в куртинах:																
Stipa krylovii Roshev.	0.44/0.38	0.88 **/0.66	1.0 **/0.88	—	0.46/0.56	0.75/0.78	0.80/0.90	—	0.33/0.26	0.61/0.42	0.86/0.64	—	0.75/0.74	0.95/0.82	0.93/0.88	—
Agropyrum cristatum (L.) Gaertn.	0.05/0.04	0.11/0.06	0.14/0.09	—	0.35/0.27	0.38/0.45	0.52/0.58	—	0.61/0.60	0.65/0.82	0.76 */1.0	—	0.68/0.66	0.74/0.88	0.74/0.96	—
Salsola collina Pall.	—	—	—	—	0.07/0.08	0.21/0.16	0.25/0.17	—	0.02/0.06	0.08/0.10	0.26/0.20	—	0.12/0.18	0.32/0.22	0.48/0.32	—
Dontostemon integrifolius (L.) C. A. Mey.	0.19/0.12	0.20/0.20	0.37/0.40	—	—	—	—	—	0.20/0.20	0.47/0.44	0.55/0.64	—	0.16/0.21	0.41/0.32	0.55/0.52	—
в) Виды, понижающие встречаемость в куртинах:																
Allium bidentatum Fisch. ex Prokh.	—	0.31/0.45	0.32 */0.79	0.45 */0.80	—	0.31 */0.50	0.75/0.88	0.81/0.92	—	0.26/0.30	0.40/0.64	0.50/0.80	—	0.19 */0.38	0.32 */0.57	0.36/0.60
Al. tenuissimum L.	—	0.09/—	0.15/—	0.21/—	—	0.10 */0.40	0.20 */0.78	0.20 */0.83	—	0.10/0.15	0.09 */0.33	0.29/0.48	—	0.19 */0.66	0.35 */0.85	0.45 */0.92
Cleistogenes squarrosa (Trin.) Keng.	—	0.98/0.97	1.0/1.0	0.86 */1.0	—	0.79 */0.98	0.86 */1.0	0.81 */1.0	—	0.80/0.88	0.81/0.94	0.71/0.96	—	0.95/0.93	0.35 */0.97	0.82/1.0

ТАБЛИЦА 4 (*продолжение*)

Вид	Длина окружности куртин (в м)															
	1-я выборка				2-я выборка				3-я выборка				4-я выборка			
	< 2.5	2.51—5.0	5.01—7.5	> 7.5	< 2.5	2.51—5.0	5.01—7.5	> 7.5	< 2.5	2.51—5.0	5.01—7.5	> 7.5	< 2.5	2.51—5.0	5.01—7.5	< 7.5
Leymus chinensis (Trin.) Tzvel.	—	0.98/0.94	0.96/1.0	0.94/1.0	—	0.78 */0.62	0.82/0.91	0.62 */0.96	—	0.93/0.94	1.0/1.0	0.86/1.0	—	0.24/0.23	0.16/0.39	0.45/0.44
Koeleria cristata (L.) Pers.	—	0.86/0.90	0.89/1.0	0.86 */1.0	—	0.02 */0.27	0.05 */0.47	0.10 */0.58	—	0.14 */0.52	0.14 */0.78	0.14 */0.84	—	0.06 */0.59	0.06 */0.82	0.18 */0.84
Carex duriuscula C. A. Mey.	—	1.0/0.98	1.0/1.0	0.90/1.0	—	0.94/0.87	1.0/1.0	0.84/1.0	—	0.71 */0.90	0.86 */1.0	0.71 */1.0	—	0.52 */0.76	0.52 */0.97	0.55 */1.0
Artemisia frigida Willd.	—	0.93/1.0	0.95/1.0	0.94/1.0	—	0.60 */1.0	0.86 */1.0	0.84/1.0	—	0.15 */0.62	0.29 */0.85	0.36 */0.96	—	0.44/0.49	0.39 */0.85	0.64/0.92
A. adamsii Bess.	—	0.34/0.33	0.36/0.61	0.28 */0.72	—	0.05/0.05	0.005/0.10	0.06/0.17	—	0.21/0.24	0.17/0.40	0.14/0.52	—	—	—	—
Ptilotrichum elongatum (Steph.) C. A. Mey.	—	0.21/0.22	0.18 */0.48	0.22 */0.56	—	0.04 */0.20	0.14 */0.50	0.31/0.58	—	0.10 */0.57	0.03 */0.82	0.01 */0.88	—	0.32 */0.71	0.45 */0.88	0.15 */0.88
Cymbaria dahurica L.	—	0.07/0.11	0.14/0.30	0.14/0.31	—	0.07/0.05	0.09/0.12	0.06/0.17	—	0.24/0.19	0.24/0.45	0.29/0.56	—	0.04 */0.26	0.65/0.42	0.18/0.60
Heteropappus hispidus (Thunb.) Less.	—	0.16/0.26	0.11 */1.0	0.21 */1.0	—	0.46 */0.67	0.59 */1.0	0.56 */1.0	—	0.61/0.61	0.69/0.91	0.50 */1.0	—	0.21 */0.66	0.26 */0.76	0.27 */0.76
Haplophyllum dauricum (L.) G. Don.	—	0.02/0.04	0.06/0.09	0.02/0.16	—	0.04/0.09	0.005 */0.25	0.06/0.29	—	0.03/0.06	0.02/0.15	—/0.16	—	0.13 */0.44	0.19 */0.70	0.36/0.76
Potentilla bifurca L.	—	0.20/0.28	0.32/0.57	0.30 */0.68	—	0.13/0.15	0.14/0.39	—/0.46	—	0.03 */0.25	0.12 */0.58	—/0.64	—	0.13/—	0.06/—	0.18/—

Примечание. Двумя звездочками выделены случаи достоверного увеличения, одной — случаи достоверного уменьшения встречаемости видов по сравнению с контролем.

тоценотическое «притяжение» со стороны *Caragana microphylla.* Прочие виды, показавшие некоторую тенденцию повышения встречаемости, относятся к числу эксплерентов, чаще распространенных по пороям. Возможно, что их пребывание под пологом караганы связано с ослаблением корневой конкуренции в поверхностном слое.

В заключение сообщения отметим, что различия микрогруппировок с *Caragana microphylla* и без нее могут быть установлены только в среднем, т. е. статистически, так как видов, альтернативно предпочитающих одну из микрогруппировок, нет. При этом в большей степени проявляется эффект «отталкивания» светолюбивых видов от условий, создаваемых *Caragana microphylla,* чем притяжение, носящее характер тенденции, и только в единичных случаях переходящее в закономерность. Подобная статистичность различий микрогруппировок одного фитоценоза уже подчеркивалась нами на примере кольчатой мозаичности и остепненных лугов (Миркин и др., 1967).

Описанные в сообщении закономерности получены на большом фактическом материале (выше 1200 описаний куртин) и потому, несмотря на глазомерность учетов, вполне достоверны. Однако поскольку выявленные фитоценотические эффекты весьма слабы и преломляются через условия экотопов, возможно, что в других районах распространения *Caragana microphylla* картина окажется иной.

ЛИТЕРАТУРА

Грубов В. И. (1955). Конспект флоры МНР. Тр. Монг. комисс. АН СССР, 67. — Карамышева З. В. (1959). О кустарниковых степях на территории Центрально-Казахстанского мелкосопочника (в подзоне сухих и пустынных степей). Матер. к флоре и растит. Казахстана. Тр. Инст. ботаники АН Каз. ССР, II. — Лавренко Е. М. (1951). О мозаичности степных растительных ассоциаций, связанной с работой ветра и жизнедеятельностью караган. Вопросы географии, 24. — Лавренко Е. М. (1952). Микрокомплексность и мозаичность растительного покрова степей как результат жизнедеятельности животных и растений. Тр. БИН АН СССР, 3 (Геоботаника), 8. — Лавренко Е. М. (1956). Степи и сельскохозяйственные земли на месте степей. В кн.: Растительный покров СССР, II. — Миркин Б. М., А. В. Денисова, Т. В. Попова. (1967). Узор распределения клевера горного в некоторых луговых и степных сообществах. Бот. ж., 3. — Плохинский Н. А. (1970). Биометрия. — Ярошенко П. Д. (1961). Геоботаника. — Юнатов А. А. (1950). Основные черты растительного покрова МНР. Тр. Монг. комисс. АН СССР, 39. — Юнатов А. А. (1954). Кормовые растения пастбищ и сенокосов МНР.

Совместная Советско-Монгольская комплексная биологическая экспедиция АН СССР и АН МНР,
Башкирский филиал Академии наук СССР
и
Башкирский государственный университет.

(Получено 13 I 1971).

УДК 581.49 : 582.572.2

Н. А. Черных

ЧАСТОТА И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ УСТЬИЦ У *CONVALLARIA* В СВЯЗИ С СИСТЕМАТИКОЙ РОДА

С 2 рисунками

N. A. CHERNYKH. FREQUENCY AND DISTRIBUTION OF STOMAS IN *CONVALLARIA* WITH RESPECT TO THE TAXONOMY OF THE GENUS

В результате сравнительного изучения частоты и распределения устьиц между верхним и нижним эпидермисом листа у различных популяций ландыша установлено, что дальневосточные популяции ландыша четко отличаются от европейских популяций (включая и кавказские) преимущественным распределением устьиц в нижнем эпидермисе листа. Таким образом получено еще одно подтверждение видовой самостоятельности *Convallaria keiskei* Miq.

Разобщенность ареала *Convallaria majalis* L. на территории Советского Союза на три обособленных участка — европейский, кавказский и дальневосточный — и некоторые морфологические отличия популяций, населяющих эти участки, послужили основанием для выделения двух новых видов — дальневосточного *C. keiskei* Miq. (=*C. manshurica* Kom., nomen nudum) и кавказского *C. transcaucasica* Utkin, видовая самостоятельность которых признана далеко не всеми авторами.

Как уже сообщалось нами (Зоз, Черных, 1961; Черних, Зоз, 1964), при сравнительном изучении эпидермиса листьев европейского и дальневосточного ландышей обнаружилось у последнего почти полное отсутствие устьиц в верхнем эпидермисе листа, в отличие от европейских форм, имеющих амфистоматические листья. К сожалению, мы не располагали тогда необходимыми данными для окончательной оценки диагностической и таксономической значимости этого признака. В задачу настоящего исследования входило изучение характера изменчивости *C. majalis* L., *C. keiskei* Miq. и *C. transcaucasica* Utk. в отношении частоты и распределения устьиц с целью получения дополнительных данных для более обоснованной трактовки их таксономического ранга.

Материалом для исследования служили листья цветущих экземпляров ландыша из гербарных сборов по Харьковской области, Кавказу и Дальнему Востоку, а также растения с опытных участков, где, перенесенные из естественных местообитаний, эти виды ландыша выращивались в течение ряда лет в одинаковых условиях в черте г. Харькова. Сухие листья для лучшего отслаивания эпидермиса предварительно разваривались в слабом растворе KOH. Подсчет количества устьиц и клеток эпидермиса произведен с помощью рисовального аппарата РА-4. Все отсчеты, согласно рекомендации П. А. Баранова (1924), произведены в средней части листовой пластинки, между главной жилкой и краем листа.

Как видно из результатов подсчета количества устьиц на единицу поверхности листа[1] для различных популяций исследуемых видов ландыша (табл. 1), популяции ландыша с Дальнего Востока отличаются от европейских (включая кавказские) как по количеству устьиц, так и по распределению их между верхним и нижним эпидермисами листа.

ТАБЛИЦА 1

Количество устьиц на единицу поверхности листа у различных популяций

Популяция	Верхний эпидермис		Нижний эпидермис	
	пределы варьирования	среднее	пределы варьирования	среднее
C. majalis L.				
Харьковская область	10—26	19.1	21—53	32.8
C. transcaucasica Utk.				
Абхазия	10—25	17.1	22—48	30.0
Грузия	13—28	20.8	20—48	35.4
C. keiskei Miq.				
Хабаровский край	0—7	2.6	25—55	40.5
Приморский край	0—5	3.2	38—63	51.3

Полученные данные согласуются с данными Г. И. Поплавской (1949), которая указывает для ландыша майского в среднем 21 устьице на 1 кв. мм для верхней и 30 — для нижней стороны листа.

[1] За единицу поверхности листа принято поле зрения микроскопа, равное 1.02 кв. мм.

Ссылка Поплавской на работу О. Кирхнера, Е. Лёва и Ц. Шрётера (Kirchner и др., 1924), в которой якобы отмечается для Западной Европы отсутствие устьиц в верхнем эпидермисе листа ландыша, явно ошибочна. Напротив, в этой работе, как и в работах многих других европейских авторов (Schulze, 1899; Zörnig, 1909; Thoms, 1929; Auster, Schäfer, 1956; Blazěк и др., 1957), имеются указания на наличие у *C. majalis* L. устьиц на обеих сторонах листа. На рис. 1 показано распределение устьиц у *C. majalis* L. и *C. keiskei* Miq.

Частота устьиц, как известно, сильно колеблется даже в пределах одного и того же растения и в значительной мере зависит от величины кле-

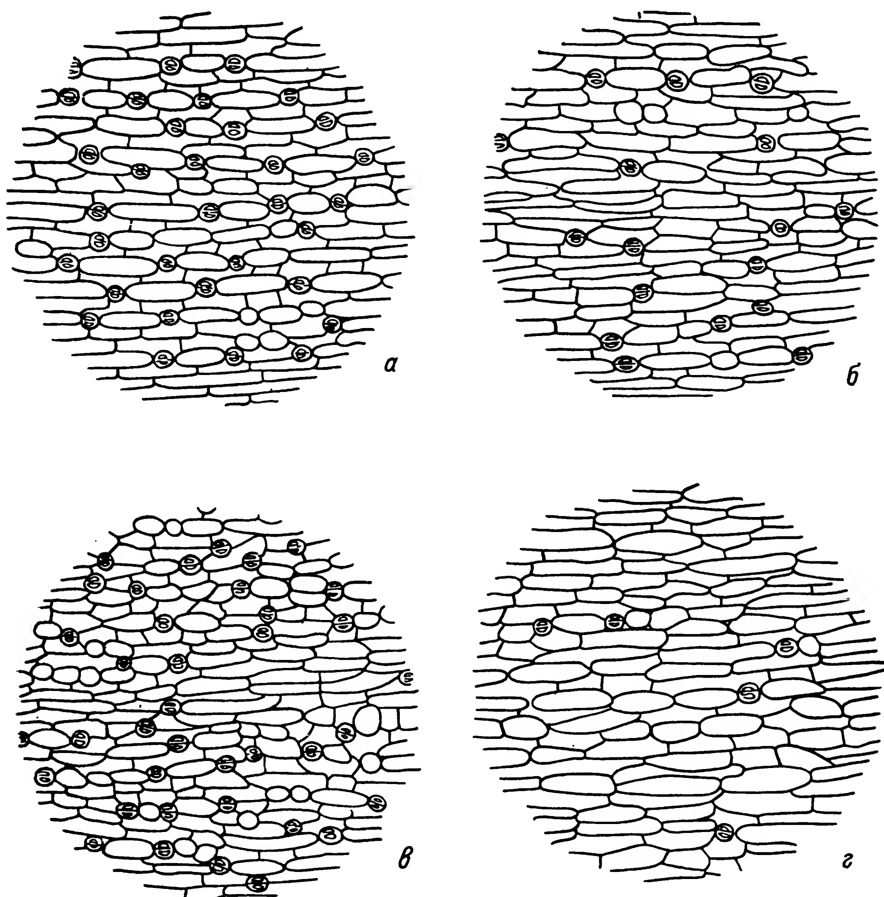


Рис. 1. Схема распределения устьиц в эпидермисе листа *Convallaria majalis* L. (*а*, *б*) и *Convallaria keiskei* Miq. (*в*, *г*).

а, *в* — нижний эпидермис; *б*, *г* — верхний эпидермис.

ток эпидермиса. Поэтому за меру снабженности листа устьицами мы взяли отношение количества устьиц к количеству эпидермальных клеток или устьичный показатель, который рассчитывается по формуле:

$$J = \frac{S}{E + S} \cdot 100,$$

где J — устьичный показатель, S — число устьиц на единицу поверхности листа, E — количество клеток эпидермиса на этой же площади.

В табл. 2 приведены величины устьичных показателей, рассчитанные нами для исследуемых видов ландыша.

Для листьев ландыша майского устьичный показатель был рассчитан чешскими исследователями Л. Натеровой, Т. Линдауэровой и Й. Крешанек (Natherova и др., 1959), использовавшими его, в дополнение к другим

ТАБЛИЦА 2

Устьичный показатель для листьев различных видов *Convallaria*

Вид	Верхний эпидермис		Нижний эпидермис	
	предел варьирования	среднее	предел варьирования	среднее
C. majalis L.	8.9—17.8	11.3	13.0—18.4	15.7
C. transcaucasica Utk.	8.6—13.9	10.3	10.8—18.6	14.4
C. keiskei Miq.	0—5.2	1.9	13.4—23.2	19.1

признакам, для диагностических целей при обнаружении примеси купены в сырье ландыша. Данные 150 отсчетов, произведенных на растениях, взятых из различных местообитаний и в различных частях листовой пластинки, позволили этим авторам сделать вывод, что устьичный показатель для зрелых листьев является практически константным в пределах одного и того же вида. Устьичный показатель, рассчитанный ими, к сожалению, лишь для нижней стороны листа ландыша, колеблется в пределах 12.5—15.5 (в среднем 13.8).

В связи с тем, что, по мнению многих авторов (Поплавская, 1949; Раздорский, 1949; Александров, 1966; Bukowiecki и др., 1957), частота устьиц у экземпляров одного и того же вида в значительной мере зависит от экологических условий и находится в связи с влажностью и освещением, представлялось интересным исследование этого признака в ряде популяций одного и того же вида, взятых из различных местообитаний. В табл. 3 представлены данные, полученные нами при сравнительном изучении эпидермиса листьев *C. majalis* из различных типов дубрав Змиевского района Харьковской области.

ТАБЛИЦА 3

Устьичный показатель для листьев отдельных популяций *Convallaria majalis* L. из различных местообитаний

Местообитание	Устьичный показатель	
	верхний эпидермис	нижний эпидермис
Пойменная дубрава	12.4	15.8
Нагорная дубрава	10.8	15.6
Подборовая дубрава	11.6	15.0

ТАБЛИЦА 4

Устьичный показатель для листьев различных видов *Convallaria*, выращенных в одинаковых условиях

Вид	Устьичный показатель	
	верхний эпидермис	нижний эпидермис
C. majalis L. . . .	10.7	15.8
C. transcaucasica Utk.	11.8	15.2
C. keiskei Miq. . .	0.5	17.9

Как показывает анализ результатов исследования (табл. 3), выявить у ландыша какую-либо зависимость между количеством устьиц, их распределением и условиями произрастания не удалось. Не удалось также обнаружить сколько-нибудь заметную разницу и при сравнении величин устьичных показателей исследуемых видов ландыша для исходного, взятого в природе материала (табл. 2) и для растений с опытных участков, где они выращивались в течение ряда лет в одинаковых условиях (табл. 4).

Сопоставление данных, полученных в результате подсчета количества устьиц на единицу листовой поверхности и устьичного показателя для различных популяций и таксонов ландыша (табл. 1—4), позволяет считать частоту и распределение устьиц у ландыша признаком устойчивым,

не зависящим от условий произрастания и несомненно имеющим таксономическое значение.

Полученные данные, в совокупности с опубликованными ранее материалами (Зоз, Черных, 1961; Черних, Зоз, 1964; Черных, 1968; Черных и др., 1970), убедительно свидетельствуют в пользу видовой самостоятельности *C. keiskei* Miq.

Отмеченные особенности в распределении устьиц у растений из дальневосточных популяций коррелируют с некоторыми морфологическими отличиями в расположении пластинки листа. Так, в работе Л. А. Куприяновой (1950) ложковидно согнутые, вверх торчащие листья дальневосточного ландыша[1] приводятся, в отличие от горизонтально распростертых листьев ландыша майского, в качестве одного из основных диагностических признаков в ключе для разграничения этих видов. Наши наблюдения за растениями, выращенными на опытном участке, подтвердили правильность указаний Куприяновой.

И все же подобные различия в распределении устьиц, по-видимому, нельзя ставить в зависимость от положения пластинки листа, тем более что это противоречит распространенному в литературе представлению (Кернер, 1903; Kirchner и др., 1924; Имс, Мак Даниэльс, 1935; Крашенинников, 1937; Тимирязев, 1937; Иванская, 1962), что у растений с горизонтальной пластинкой устьица почти исключительно располагаются на нижней поверхности листа и более или менее равномерно распределены на обеих сторонах листа у растений с листьями, стоящими в почти вертикальном положении.

Очевидно, что при истолковании указанных различий следует принимать во внимание неодинаковый ход исторического формирования этих видов.

Наша попытка обратиться с целью выяснения истории развития рода и становления его видов к палеоботаническим данным была малоуспешной. Сохранившийся палеоботанический материал по роду *Convallaria* происходит из Средней Европы (отпечатки листьев в туфах из района Plaidt, в ФРГ) и датируется первым интергляциалом или плиоценом (Понерт, 1968), т. е. по сути дела четвертичным периодом. Однако широкое географическое распространение ландыша свидетельствует о более древнем его происхождении.

Современный ареал рода имеет типично реликтовые черты и разбит на три изолированных участка: европейский, восточноазиатский и американский. В своем распространении виды рода нигде не выходят за пределы областей неморальной растительности и во всяком случае связь этого рода с комплексом мезофильных широколиственных лесов несомненна.

Дизъюнкции ареалов широколиственных пород и их спутников, связанные с изолированным положением европейского, восточноазиатского и аппалачского доминионов неморальной растительности, давно привлекают внимание исследователей. В настоящее время большинство исследователей считает, что все три изолированные области обитания мезофильных широколиственных лесов — уцелевшие остатки третичных смешанных лесов арктотретичного или тургайского типа, имевших очень большое и сплошное распространение.

Таким образом, можно с достаточной степенью вероятности предположить, что уже в неогене, в то самое время, когда умеренная тургайская флора простиралась от Северной Америки и Восточной Азии через всю Сибирь в пределы Европы, ландыш существовал в качестве одного из элементов этой флоры.

Анализируя современный ареал ландыша, В. Л. Комаров (1940 : 158) пришел к выводу, что «...ландыш принадлежит к растениям, сформировавшимся еще в широколиственных лесах третичного периода (мио-

---

[1] В указанной работе дальневосточный ландыш приведен под названием *C. manshurica* Kom.

цен)... В четвертичный период он был частично уничтожен, частично сдвинут на юг в горные страны, откуда по исчезновении ледников и продвижении лесов на север совершил в Европе обратную миграцию и снова занял обширные территории».

Среди современных неморальных областей Восточная Азия считается районом с наиболее сохранившимися с третичного периода составом флоры и группировками растительности, а по мнению многих исследователей (Комаров, 1908; Пояркова, 1933; Вульф, 1944; Сочава, 1946; Васильев, 1958), она является также и местом первоначального формирования мезофильной неморальной флоры, центром возникновения большинства основных видовых и родовых типов как европейской, так и аппалачской неморальных формаций.

Став на эту точку зрения, следует, по-видимому, признать *C. keiskei* Miq. основным, исходным видом, более древним по сравнению с европей-

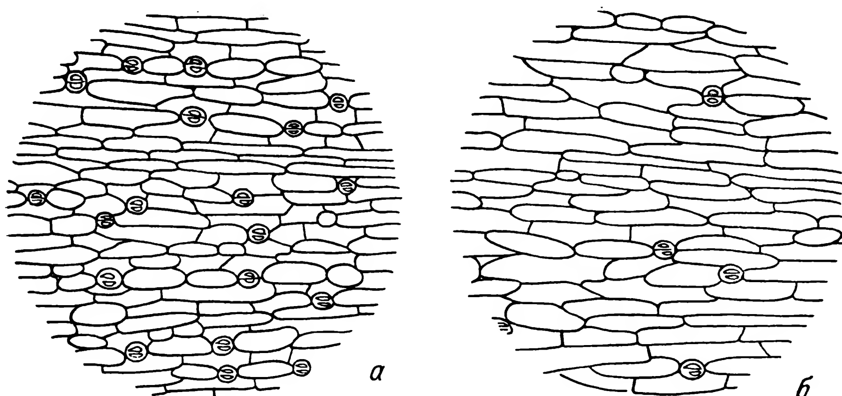


Рис. 2. Схема распределения устьиц в эпидермисе листа *Convallaria* из Северной Америки.

а — нижний эпидермис; *б* — верхний эпидермис.

ским ландышем. Относительное постоянство климатических условий в Восточной Азии с конца мелового периода, отличающейся и в настоящее время значительной влажностью климата, позволили дальневосточному ландышу сохранить древние гигрофитные черты (преимущественное распределение устьиц в нижнем эпидермисе листа), которые, с продвижением ландыша в Европу, под воздействием изменившегося в сторону большей сухости климата, были утрачены у европейских растений.

Таким образом, резюмируя вышеизложенное, можно прийти к выводу, что европейский ландыш обособился в самостоятельный вид лишь в четвертичный период.

Воспользовавшись методикой изучения устьиц на отпечатках эпидермиса, полученных с помощью липкой ленты (Sarvella и др., 1961), мы получили возможность изучить распределение устьиц в эпидермисе листьев ландыша на гербарных образцах, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова Академии наук СССР, что позволило значительно расширить наши исследования и проследить распределение устьиц в эпидермисе листа *C. keiskei* на всем протяжении его ареала как в пределах Советского Союза, так и за рубежом. Исследование отпечатков эпидермиса листьев *C. keiskei* на образцах из Забайкалья, Монголии, п-ова Кореи, Китая и Японии, показавшее полное тождество в распределении устьиц с исследованными ранее образцами из Хабаровского и Приморского краев, подтвердили наши выводы об устойчивости этого признака.

Аналогичное распределение устьиц обнаружено нами и при исследовании отпечатков эпидермиса листа ландыша на гербарном образце из Северной Америки (рис. 2). В связи с этим возникает сомнение как

в правильности отнесения американского ландыша к *C. majalis* L. (Gleason, 1952), так и признания за ним видовой самостоятельности — *C. montana* Raf. (Fernald, 1950).

Признав Восточную Азию центром возникновения рода, а *C. keiskei* Miq. наиболее древним, исходным видом, а также учитывая наличие континентальных связей между Азией и Северной Америкой в начале четвертичного периода и отмечаемые некоторыми авторами (Small, 1933; Moldenke, 1949; Fernald, 1950) морфологические отличия североамериканских ландышей, можно предположить, что ландыш Северной Америки, если не полностью идентичен с *C. keiskei* Miq., то по крайней мере очень близок к нему и уж несомненно пришел в Америку из Восточной Азии, а не из Европы.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Г. (1966). Анатомия растений. — Баранов П. А. (1924). К методике количественно-анатомического изучения растений. Распределение устьиц. Бюлл. САГУ, 7. — Васильев В. Н. (1958). Происхождение флоры и растительности Дальнего Востока и Восточной Сибири. В сб.: Материалы по истории флоры и растительности СССР, III. — Вульф Е. В. (1944). Историческая география. — Зоз И. Г., Н. А. Черных. (1961). Сравнительное изучение дальневосточного и восточноевропейского ландышей. Бот. ж., 46, 4. — Иванская Э. Н. (1962). О некоторых особенностях в анатомическом строении листа высокогорных розеточных и подушечных растений. ДАН СССР, 146, 2. — Кернер А. (1903). Жизнь растений, 1. — Комаров В. Л. (1908). Введение к флорам Китая и Монголии. Тр. С.-Петербургск. бот. сада, 29, 1. — Комаров В. Л. (1940). Учение о виде у растений. — Крашенинников Ф. Н. (1937). Лекции по анатомии растений. — Куприянова Л. А. (1950). Род *Convallaria*. В кн.: Ядовитые растения лугов и пастбищ. — Понерт Й. (1968). Биосистематическая монография рода *Convallaria* L. s. str. (диссертация). Л. — Поплавская Г. И. (1949). О распределении устьиц у растений. ДАН СССР, 66, 5. — Пояркова А. И. (1933). Ботанико-географический обзор кленов СССР в связи с историей рода *Acer* L. Тр. БИН АН СССР, сер. I, Флора и систематика высших растений, 00. — Раздорский В. Ф. (1949). Анатомия растений. — Сочава В. Б. (1946). Вопросы флорогенеза и филоценогенеза маньчжурского смешанного леса. В сб.: Материалы по истории флоры и растительности СССР, II. — Тимирязев К. А. (1937). Борьба растений с засухой. — Черных Н. А. (1968). К таксономии рода *Convallaria* L. Бот. ж., 53, 10. — Черних Н. О., І. Г. Зоз. (1964). До фармакогнозії листків конвалії. Фарм. ж. (укр.), 5. — Черных Н. А., Н. Ф. Комиссаренко, И. Г. Зоз. (1970). К хемотаксономии ландыша. Растит. ресурсы, 6, 3. — Auster P., J. Schäfer. (1956). Arzneipflanzen. *Convallaria majalis* L. — Blazěk Z., M. Kucěra, A. Suchár. (1957). Atlas drog. — Bukowiecki H., M. Furmanova, A. Parczewski, I. Zarębska. (1957). Cestość rosmieszczenia szparek na powierzchni liści niektorych roslin lecznieżych w swietle ekologii. Acta polon. pharmac., 15, 4. — Fernald M. L. (1950). Gray's Manual of Botany. 8th. ed. — Gleason H. A. (1952). The new Britton and Brown illustrated flora of the northeastern United States and adjacent Canada, 1. — Kirchner O., E. Löew, C. Schröter. (1924). Lebensgeschichte der Blutenpflanzen Mitteleuropae, 2. — Moldenke H. N. (1949). American willd flowers. — Natherova L., T. Lindauerová, J. Kresánek. (1959). Roslisenie folium convallariae od folium polygonati na zaklade stanovenia indexu prieduchov. Farmacia (ČSR), 28, 9. — Sarvella P., Jam. Meyer, A. Owings. (1961). A scotch tape method for counting or measuring stomata. Crop Sci., 1, 1. — Schulze W. (1899). Morphologie und Anatomie der *Convallaria majalis*. — Small I. K. (1933). Manual of the Southeastern Flora. — Thoms H. (1929). Handbuch der praktischen und Wissenschaftlichen Pharmazie, 5, 1. — Zörnig H. (1909). Arzneidrogen, 1.

Харьковский научно-исследовательский химико-фармацевтический институт.

(Получено 26 X 1970).

УДК 581.4 : 582.584

Г. Ф. Феофилова

МОРФОЛОГИЯ *CANNA×GENERALIS* BAILEY НА ПЕРВЫХ ЭТАПАХ ОНТОГЕНЕЗА

С 3 рисунками

G. F. FEOFILOVA. MORPHOLOGY OF *CANNA×GENERALIS* BAILEY DURING THE FIRST STAGES OF ONTOGENESIS

Сообщаются результаты изучения морфологии канны садовой *Canna×generails* Bailey от момента прорастания семян до первого плодоношения. Прослежено прорастание семян, формирование главного побега канны, развитие корневой системы и корневища. Установлено, что в базальной части главного побега закладывается 7—8 почек. Боковые почки на главной оси в зависимости от их положения разнокачественны. Наиболее развиты почки 4-го и 5-го листьев. Из них в первый год развиваются укороченные побеги.

Знание морфогении вегетативных органов и разработка классификации жизненных форм у растений имеет не только большую теоретическую ценность, но и позволяет решать многие вопросы селекции и семеноводства. Под этим углом зрения тщательному изучению подверглись многие представители культурной и дикой флоры (Серебряков, 1952; Куперман и Ржанова, 1963; Имс, 1964; Куперман, 1968; Эсау, 1969).

Однако вопросы онтогенетического развития канны садовой изучены недостаточно. Имеются лишь отрывочные сведения у немногих авторов. Так, Петерсен (Petersen, 1889) заметил «сильную развитость» зародыша семени, но не указал число листовых зачатков; Тролль (Troll, 1964) очень коротко описал побегообразование у *Canna indica* L.; Винклер (Winkler, 1930) обратил внимание на геотропическое искривление боковых побегов и, ссылаясь на Римбах, упомянул о наличии контрактильных корней у канны.

Нами изучалась в 1969—1971 гг. последовательность формирования отдельных органов канны садовой в первый год жизни, начиная от прорастания семян до полного развития вегетативного побега. Начальные этапы жизненного цикла наблюдались на скарифицированных семенах, проращиваемых в чашках Петри. Последующие этапы развития канны садовой наблюдались в полевых условиях.

Зрелое семя покрыто твердой труднопроницаемой оболочкой, многослойной, имеющей сложное строение (Winkler, 1930). Семя содержит 2 питательные ткани (эндосперм и перисперм) и хорошо развитый зародыш (рис. 1, *А*). Основной питательной тканью является твердый белый перисперм, сильно заполненный крахмалом. Остатки эндосперма окружают зародыш в виде тонкой пленки.

Зародыш представляет собою ось с одним боковым придатком — семядолей. На верхнем конце оси расположена терминальная почка, дифференцированная на 3 листовых зачатка, и конус нарастания. Противоположный конец оси имеет помимо зачаточного первичного корешка (главного корня) до 12 примордиев придаточных корней (Winkler, 1930). По мнению Гатэна (Gatin, 1908), — это примордии боковых корней («racine laterale»). Независимо от трактовки примордиев как придаточных или боковых корней, они все по аналогии со злаками могут быть названы «зародышевыми корнями» (Эсау, 1969).

Осевые органы зародыша окружены тканями семядоли, и они как бы лежат в своеобразной замкнутой камере, которая образуется в базальной части семядоли и обычно носит название семядольного влагалища (Имс, 1964). Ось зародыша всегда наклонена под острым углом, не более 45°, относительно длинной оси семядоли.

Апикальная часть семядоли представляет собой мощно развитый гаусториальный орган, целиком погруженный в питательные ткани семени.

На 3-й день после набухания скарифицированных семян начинается их прорастание и появляется утолщенное образование, которое часто трактуется как развитие главного корня (рис. 2, *А*, *Б*). В действительности же разрыв семенной кожуры происходит не в результате роста корня, а в результате роста базальной части семядоли — семядольного влагалища и, таким образом, уже в самый начальный период прорастания осевые органы зародыша полностью выносятся за пределы семени (рис. 1, *Б*). При этом одновременно с ростом базальной части семядоли все осевые органы зародыша увеличиваются в размерах.

Начальный этап прорастания и выноса зародыша сопровождается не только ростом семядоли, но и развитием почечки и зародышевых корней.

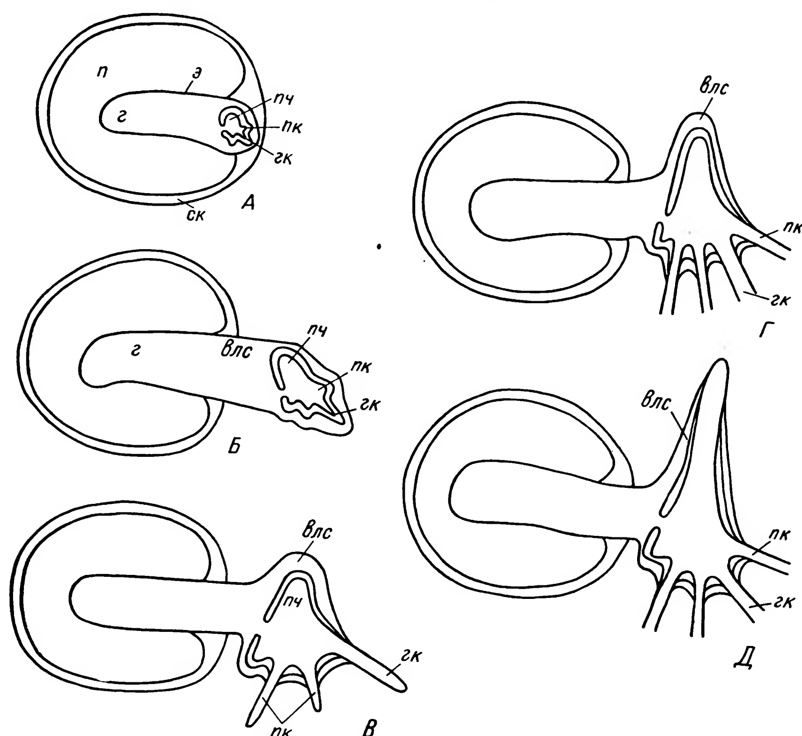


Рис. 1. Прорастание семени *Canna*×*generalis* Bailey (в разрезе).

А — зрелое семя; *Б* — начало прорастания; *В*—*Д* — последующие этапы прорастания. *ск* — семенная кожура; *п* — перисперм; *э* — эндосперм; *влс* — влагалище семядоли; *г* — гаусторий; *пч* — почечка; *гк* — главный корень; *пк* — придаточный корень.

Все процессы развития осевых органов зародыша проходят в замкнутом семядольном влагалище, на внешней поверхности которого видны выпячивания, соответствующие месторасположению почечки и зародышевых корней (рис. 1, *Б*; 2, *А*, *Б*).

Только на 4-й день появляются прорастающие сквозь стенку влагалища зародышевые корни. Сначала освобождается главный корень, спустя несколько часов — придаточные корни (рис. 1, *В*; 2, *В*). Выпячивание стенки семядольного влагалища, соответствующее месторасположению почечки, увеличивается в размерах и приподнимается вследствие развития первых листьев (рис. 1, *В*, *Г*; 2, *В*, *Г*).

В результате развития первых ассимилирующих листьев верхняя часть семядольного влагалища, покрывающая растущий проросток, все больше выпячивается и появляется на поверхности земли, где и происходит ее разрыв и освобождение первого листа. Этот процесс можно наблюдать на 9-й день. К этому времени первичный корешок достигает длины 90 мм, а придаточные корни вырастают до 40 мм.

На основании вышеизложенного можно считать, что процесс начального развития проростка у канны садовой аналогичен схеме развития

однодольных с подземным типом прорастания. Последнее, очевидно, связано со слабым развитием гипокотиля (Серебряков, 1952).

Дальнейшее развитие проростка и формирование главного побега [1] протекают следующим образом.

Через месяц после посева имеется 2 сформированных листа (рис. 3, *а*). 1-й лист имеет слабо выраженную листовую пластинку,

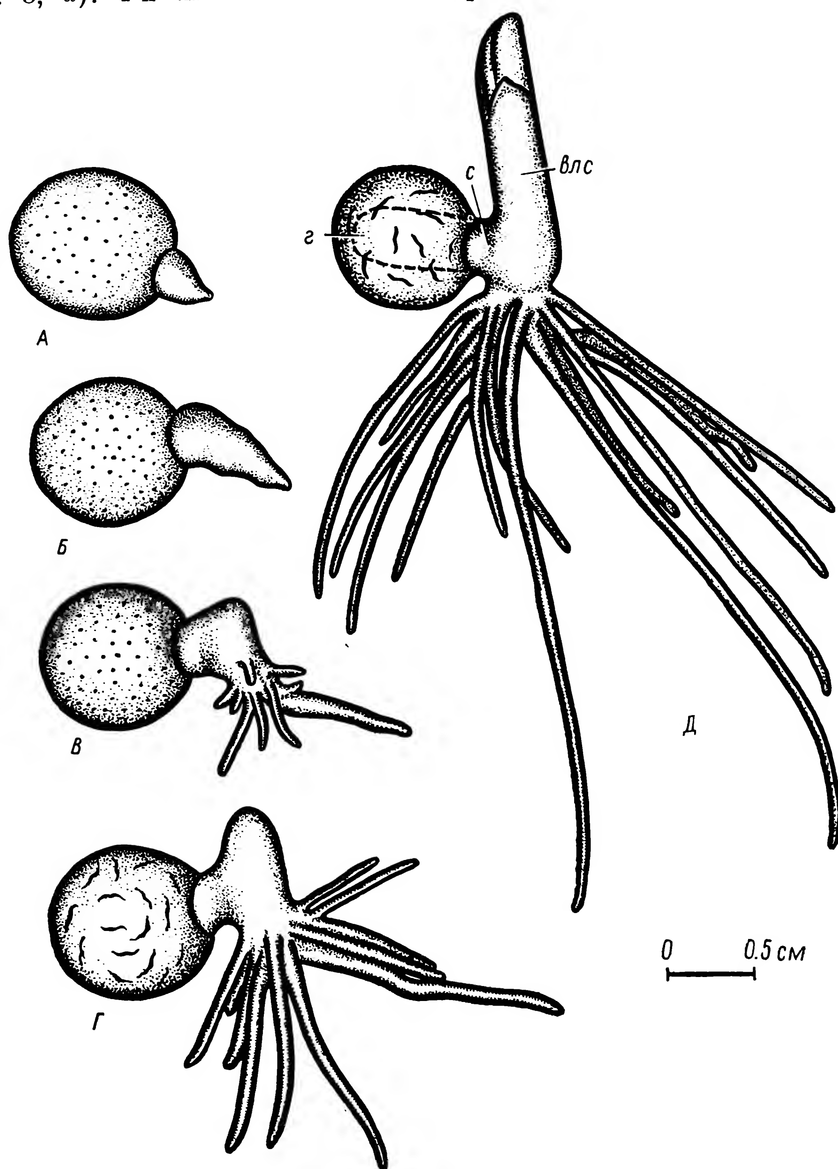


Рис. 2. Прорастание семени *Canna*×*generalis* (внешний вид).

А — начало прорастания; *Б—Д* — последующие этапы прорастания. *влс* — влагалище семядоли; *г* — гаусторий; *с* — связник.

2-й — крупнее 1-го, листовая пластинка типична и хорошо развита. Виден свернутый в трубку 3-й лист. Ось проростка несет на себе в разной степени развитые последующие листья (4-й—6-й) и вегетативный апекс.

В пазухах 1-го и 4-го листьев отчетливо видны боковые почки (почки I порядка). Корневая система представлена в основном зародышевыми корнями толщиной 0.2—0.3 мм и длиной 31—120 мм. Но уже в середине 2-го месяца под узлом 1-го листа начинают развиваться придаточные

[1] Понятия проросток и побег трактуются по И. Г. Серебрякову (1952).

стеблевые корни (рис. 3, *пск*); они отличаются бо́льшей толщиной (1—1.5 мм).

На главном побеге в возрасте 2 месяцев достигают полного развития 5—6 первых листьев. Причем 4-й, 5-й и 6-й листья по форме и размерам значительно отличаются от первых трех. Последние имеют сравнительно небольшие листовые пластинки (см. таблицу). Чем выше по стеблю располагаются листья, тем крупнее их листовые пластинки. Под апексом главного побега находятся листовые зачатки (7—10) на последовательных стадиях развития. Таким образом, ось главного побега к концу 2-го месяца развития уже несет на себе все 10 ассимилирующих листьев, из которых первые 5—6 функционируют, а последние 3—4 находятся на последовательных стадиях развития. Весь собственно стебель еще расположен под землей и состоит из укороченных междоузлий, и над землей длинные влагалищные листья образуют лишь подобие стебля.

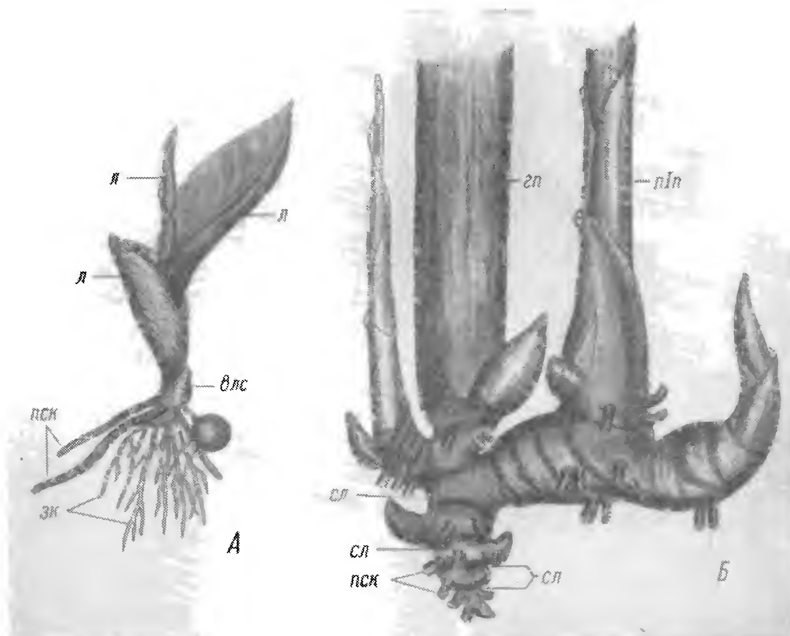


Рис. 3. Проросток *Canna×generalis* в фазе двух листьев (*А*) и в конце первого года жизни (*Б*).

влс — влагалище семядоли; *л* — 1-й—3-й листья; *зк* — зародышевые корни; *пск* — придаточные стеблевые корни (на детали *Б* отрезаны); *сл* — следы 1-го—4-го листьев; *гп* — главный побег; *п Iп* — побег I порядка, в базальной части которого развивается корневище II порядка.

Зародышевые корни к концу 2-го месяца полностью подсыхают, корневая система состоит только из придаточных стеблевых корней. Крепкие и мясистые корни, отходящие от междоузлий 1-го—3-го листьев, растут прямо вниз, не ветвятся. Они обладают свойством контрактильности и втягивают базальную часть растения в глубь почвы. Одновременно втягивающие корни выполняют роль якоря, закрепляющего растение (Федоров и др., 1962). Затем появляются корни на междоузлиях следующих листьев.

Параллельно с развитием придаточных корней начинается утолщение стебля, которое постепенно распространяется на все междоузлия до 8-го листа. Особенно сильно в конечном счете утолщается часть стебля, расположенная между узлами 4-го—6-го листьев. Именно здесь, на утолщенной части стебля происходит развитие боковых почек I порядка. К концу 2-го месяца наибольшего развития достигают почки 3-го и 4-го листьев. Они имеют размер 3×5 мм и состоят из 4—6 незамкнутых че-

шуй, и под ними, начиная с 4-й чешуи, последовательно закладываются бугорки будущих почек II порядка. В почках 5-го и 6-го листьев закладываются первые чешуи, а у 7-го—8-го листьев боковые почки представляют собой недифференцированные бугорки. Хотя боковые почки 1-го и 2-го листьев закладываются первыми, их развитие постепенно замедляется. Часто 1-я почка вообще не развивается. Развитие боковой почки 2-го листа идет столь замедленно, что ее догоняет боковая почка 5-го листа, хотя последняя начинает свое развитие на 30 дней позже.

Через 3 месяца после посева, полного своего развития достигает 9-й лист. По-прежнему сохраняется закономерность увеличения каждого последующего листа, по сравнению с предыдущим (см. таблицу). Во влагалище 9-го листа находится свернутый в трубку последний ассимилирующий лист (10-й).

Размеры листьев главного побега (в мм)

Номер листа	Листовая пластинка		Длина влагалищ
	длина	ширина	
1	14	10	26
2	59	26	27
3	60	32	32
4	88	40	38
5	108	49	72
6	113	58	78
7	161	87	90
8	195	105	128
9	233	107	125
10	217	96	103
	кроющие листья-обертки		
11		185	
12		92	

К началу функционирования 9-го листа 1-й и 2-й листья отмирают, и, таким образом, стебель несет только 7 физиологически активных листьев. Наличие одновременно 6—7 листьев, по-видимому, является тем оптимумом, который сохраняется постоянно на всех стадиях развития побега.

В период развития последних ассимилирующих листьев происходит постепенный переход побега в репродуктивную стадию. Переход к репродуктивной стадии уже на самых ранних его этапах сопровождается изменениями формообразовательных процессов развития апекса, что приводит к закладке примордиев боковых осей соцветия и их кроющих листьев-оберток. По мере дальнейшего развития репродуктивного апекса меняется природа кроющих листьев: они развиваются как кроющие листья-брактеи завитков главной оси. Этот момент совпадает с возвышением репродуктивного апекса над поверхностью земли. Здесь следует подчеркнуть, что это первый момент, когда апикальная часть стебля, в отличие от предыдущих стадий развития, возвышается над поверхностью земли. Возвышение апекса обеспечивается увеличением междоузлий последних ассимилирующих листьев, начиная от 8-го. Этот процесс интеркалярного роста междоузлий последних ассимилирующих листьев по мере дальнейшего развития репродуктивного побега становится все более интенсивным, особенно 8—9-го листьев.

Корневая система в этот момент бывает полностью сформирована и состоит из придаточных стеблевых корней, имеющихся на 1—7-м междоузлиях главного побега.

При переходе главного побега в репродуктивную стадию боковые почки I порядка значительно отличаются друг от друга по степени развития. Почка 2-го листа прекращает рост на заложении 5—6 чешуй. Почка 3-го листа округлой формы (длина 9 мм, диаметр 8 мм), имеет все 6 чешуй, два развивающихся листа и заметен примордий 3-го листа. Под последними тремя чешуями становятся заметны недифференцированные бугорки почек II порядка. Здесь сразу можно отметить, что такую же степень развития имет почка 6-го листа, хотя она и начала развиваться значительно позднее. Почти полное соответствие структуры почек 3-го и 6-го листьев, связано, очевидно, с замедлением формообразовательных процессов боковой почки 3-го листа.

По-прежнему наиболее интенсивно развиваются боковые почки 4—5-го листьев. К концу 3-го месяца развития главного побега они имеют

размер 18—19 мм длины, 12—13 мм в диаметре. Ось развивающегося корневища I порядка состоит из укороченных междоузлий и несет 6 чешуй, из которых первые 3 выполняют функцию защиты, 4—6-я чешуи являются почечными, т. е. под ними идет формирование почек II порядка. Кроме чешуй, на оси развиваются 4 листа и отчетливо виден примордий 5-го листа.

Почки 7—9-го листьев интенсивно развиваются, но, естественно, отстают в развитии от боковых почек 4—6-го листьев, начавших развиваться значительно раньше.

Процесс развития репродуктивного побега сопровождается рядом существенных морфогенетических изменений при развитии последних его листьев, а в базальной части побега — при развитии боковых почек.

Начиная с последнего, 10-го ассимилирующего листа, закономерность последовательного увеличения листовой пластинки нарушается, что особенно заметно у кроющих листьев — оберток соцветия (см. таблицу).

Следует отметить, что в ходе подготовки к цветению прекращает функционировать 3-й лист, и на побеге по-прежнему остается 7 активных ассимилирующих листьев.

К началу раскрытия первых цветков, что обычно наступает через 4.5 месяца после посева семян, междоузлия 8—10 ассимилирующих листьев, а затем 1-го и 2-го кроющих листьев-оберток быстро удлиняются. Этот процесс в конечном счете обеспечивает выход всего соцветия из листовых влагалищ и вынос его на значительную высоту (500—700 мм) над поверхностью земли.

Важно подчеркнуть, что интеркалярный рост междоузлий, начавшийся на ранних этапах репродуктивной стадии, не сразу освобождает соцветие из-под прикрывающих его ассимилирующих листьев и оберток. Все основные процессы развития соцветия, которые занимают около месяца, протекают внутри образованного влагалищами листьев подобия стебля. При этом соцветие высоко приподнимается над землей благодаря удлинению междоузлий ассимилирующих листьев. Только за 10 дней до начала цветения происходит быстрое удлинение междоузлий листьев обертки, что и обеспечивает вынос соцветия из влагалища последнего ассимилирующего листа и освобождение его от кроющих листьев.

После перехода в репродуктивную стадию, в базальной части побега в зоне развития корневищ I порядка интенсивно развиваются только почки 4—5-го листьев. Боковые почки 1—3-го листьев прекращают развитие. Из них наиболее продвинутая в своем развитии почка 3-го листа замирает, образовав 6 чешуй, 2—3 зачаточных листа. Описанное выше постепенное замедление, а затем остановка в развитии боковых почек 1—3-го листьев скорее связано не с переходом побега в репродуктивную стадию, а с тем, что эти листья являются ювенильными и отмирают на ранних стадиях развития вегетативного побега.

У канны начало развития боковой почки, как правило, происходит за 10 дней до разворачивания листовой пластинки и продолжается в течение всего времени функционирования листа. Таким образом, развитие боковых почек, начиная с почки 6-го листа, в основном происходит на 3—4-м месяце развития главного побега. Но именно в это время идет физиолого-биохимическая перестройка перехода побега в репродуктивную стадию, что, как было показано, приводит к депрессии последнего ассимилирующего листа. Эта депрессия заключается не только в изменении листовой пластинки, но и в скорости развития листьев. Последний, 10-й, ассимилирующий лист разворачивается не через 10 дней от начала функционирования предыдущего листа, как это обычно происходит, а на 16-й день, спустя 3.5 месяца после посева семян.

Замедление развития вегетативных органов, связанное с переходом побега в репродуктивную стадию, не ограничивается только депрессией развития последнего листа. Наблюдается депрессия почек более высоких порядков, начиная с почки 6-го листа. Эти боковые почки, естественно находящиеся на разных стадиях, одновременно прекращают свое разви-

тие. Почка 7-го листа останавливается на заложении 6 чешуй, 8-го — 5 чешуй; 9-го — 4 чешуй, а почка 10-го листа остается в виде недифференцированного бугорка. Интересно отметить, что почка 6-го листа достигает той же стадии, что и почка 3-го листа. Однако остановка в развитии почки 6-го листа связана не с депрессией физиологической активности листа, не говоря уже о его отмирании, как это имело место у почки 3-го листа, а, по-видимому, находится в прямой зависимости от перехода побега в репродуктивную стадию.

К периоду остановки роста боковых почек листьев более высокого порядка из боковых почек 4-го и 5-го листьев успевают вырасти укороченные побеги — корневища, которые имеют 6 чешуй и 6 листовых зачатков. С дальнейшим развитием чешуй и листовых зачатков корневища идет его рост в длину, оно утолщается и имеет размеры 19—22 мм в длину и 13—15 мм в диаметре. Первые 3 чешуи носят название защитных и к этому времени полностью созревают. Следующие 3 чешуи являются почечными и находятся на разных стадиях развития. В пазухах этих чешуй имеются боковые почки II порядка, которые в свою очередь несут почки III порядка.

В зоне защитных чешуй корневища на 2—3-м междоузлиях появляются придаточные корни. Очевидно, именно такая степень развития является критической стадией, когда эти корневища приобретают определенную автономность. По-видимому, главную роль в приобретении автономности играет начало образования собственной корневой системы, что позволяет корневищам I порядка 4-го и 5-го листьев продолжать свое развитие все так же интенсивно. Корневище ориентировано горизонтально с легким наклоном вверх, т. е. плагиотропно. После перехода главного побега в репродуктивную стадию происходит геотропическое искривление оси корневища I порядка и постепенный поворот его апекса из плагиотропного положения в ортотропное.

Совпадение моментов начала формирования ортотропного побега I порядка с началом перехода в репродуктивную стадию главного побега еще не позволяет нам сделать заключение о связи и зависимости этих двух процессов.

К концу вегетационного периода (при посеве семян в 3-й декаде апреля) главный побег отмирает после цветения на различных стадиях созревания семян. Побеги I порядка также могут достичь разной степени развития (рис. 3, *Б*). Обычно побег I порядка переходит к этому времени в репродуктивную стадию. В таком случае он так же, как и главный побег, отмирает в конце вегетации. При этом на нем успевают начать функционирование 2—3 ассимилирующих листа. В базальной части этого побега в пазухах почечных чешуй развивается корневище уже II порядка, и, таким образом, ветвление корневища растения становится симподиальным. В корневище II порядка к этому времени закладывается примордий 4-го ассимилирующего листа. В таком состоянии оно зимует, являясь побегом возобновления будущего года.

В случаях позднего посева побег I порядка не достигает репродуктивной стадии и зимует в вегетативном состоянии, и тогда он, а не корневище II порядка, является побегом возобновления будущего года.

Все изложенные биологические особенности развития канны первого года жизни позволяют сделать следующее заключение. Из семян в первый же год должны развиться 2 репродуктивных побега — главный побег и побег I порядка. Побегом возобновления, как правило, является побег II порядка.

Выводы

1. Зрелое семя канны садовой имеет сформированный зародыш, состоящий из семядоли, почечки с 3 листовыми зачатками и зачатками зародышевых корешков (10—16). У канны сохраняется (в типе) семядоля однодольных. Осевые органы зародыша целиком находятся в базальной части семядоли, в так называемом влагалище. Прорастание семян связано

с ростом семядоли, что приводит сразу к выносу всех осевых органов зародыша за пределы семени.

2. Стебель вегетативного побега укороченный и целиком находится под землей. У репродуктивного побега верхняя часть стебля находится над землей. Вегетативная стадия главного побега продолжается 60 дней, а репродуктивная — 90 дней. Побеги I порядка могут находиться в вегетативной стадии 90—100 дней. Отличительной особенностью развития побега в вегетативной стадии является верхушечный рост, а в репродуктивной стадии — интеркалярный.

3. Все основные процессы развития соцветия протекают внутри образованного влагалищами листьев подобия стебля. Вынос соцветия происходит в результате интеркалярного роста междоузлий последних ассимилирующих листьев и кроющих листьев-оберток. Завершение роста главного побега сопровождается образованием развитого сложного соцветия.

4. Чаще всего побеги I порядка погибают, не закончив репродуктивной стадии. Биологические особенности канны позволяют считать побегом возобновления следующего года корневища II порядка.

5. Подземная часть канны садовой к концу 1-го вегетационного периода имеет вполне сформированное корневище, состоящее из базальной части главного побега и плагиотропной сферы боковых побегов I и II порядков. Уже к концу 1-го года жизни наблюдается смена форм корневища от моноподиального к симподиальному.

ЛИТЕРАТУРА

Имс А. (1964). Морфология цветковых растений. — Куперман Ф. М. (1968). Морфофизиология растений. — Куперман Ф. М., Е. И. Ржанова. (1963). Биология развития растений. — Серебряков И. Г. (1952). Морфология вегетативных органов высших растений. — Федоров Ал. А., М. Э. Кирпичников, З. Т. Артюшенко. (1962). Атлас по описательной морфологии высших растений. Стебель и корень. — Эсау К. (1969). Анатомия растений. — Gatin C. L. (1908). Recherches anatomie sur l'embryon et la germination des *Cannacees*. Ann. Sci. Nat., ser. 9, VIII. — Petersen O. G. (1889). *Cannaceae*, in Die natürlichen Pflanzenfamilien von A. Engler und K. Prantl. — Troll W. (1964). Die Infloreszenzen. I. — Winkler H. (1930). *Cannaceae*, in Die natürlichen Pflanzenfamilien von A. Engler, 15a.

Никитский ботанический сад,
Ялта.

(Получено 14 XII 1970).

УДК 576.312.37 : 582.675.1 (47)

В. В. Бочанцева

ХРОМОСОМНЫЕ ЧИСЛА НЕКОТОРЫХ ВИДОВ *THALICTRUM* В ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР

V. V. BOCZANTZEVA. CHROMOSOME NUMBERS OF CERTAIN SPECIES OF THE GENUS *THALICTRUM* L. IN THE EUROPEAN PART OF THE U. S. S. R.

В статье даны хромосомные числа 7 видов рода *Thalictrum* L., встречающихся в европейской части СССР, а также приводятся литературные данные о числах хромосом у этих видов. Полученные автором хромосомные числа для *Th. minus* s. l. (2n=84) и *Th. rariflorum* (2n=84) являются новыми для этих видов; числа для остальных 5 видов совпадают с известными в литературе.

Род *Thalictrum* L. в европейской части СССР представлен 13 видами (Невский, 1937; Висюлина, 1953; Орлова, 1956; Миняев, 1957, и др.), из которых только для 4 видов ранее были определены числа хромосом. Не рассматривая в настоящей статье вопрос о трактовке тех или иных

из указанных 13 видов, мы приводим результаты кариологического исследования 7 видов *Thalictrum: Th. alpinum* L., *Th. aquilegifolium* L., *Th. flavum* L., *Th. lucidum* L. (*Th. angustifolium* auct.: Фл. СССР, 7 : 527), *Th. minus* L. s. l., *Th. rariflorum* Fries, *Th. simplex* L. Литературные данные о числах хромосом у этих 7 видов сведены вместе с нашими данными в таблицу. Там, где было возможно, мы указали в таблице происхождение материала, по которому определено то или иное число хромосом в работах наших и зарубежных исследователей.

Материал для кариологического исследования видов рода *Thalictrum* L. был собран нами в июле—августе 1971 г. в Мурманской, Ленинградской и Ярославской областях. Фиксация материала производилась фиксатором Навашина с последующей обработкой материала по общепринятой цитологической методике: микротомные срезы толщиной 8—14 мк окрашивались железным гематоксилином по Гайденгайну. Подсчет чисел хромосом проводился на меристематических клетках корешков при увеличении 10×90 с масляной иммерсией на микроскопе МБИ-1.

Приводим результаты исследования, а также текст гербарных этикеток изученных экземпляров, которые хранятся в гербарии кафедры высших растений Ленинградского государственного университета (весь материал собран автором статьи).

1. *Thalictrum alpinum* L. 2n = 14.

а) Мурманская обл., г. Кировск, Полярно-альпийский ботанический сад, живой гербарий (происхождение: Мурманская обл., окр. г. Кировска, р. Черная, известковый завод), 3 VIII 1971, № 77.

2. *Thalictrum aquilegifolium* L. 2n = 14.

а) Ленинградская обл., окр. ст. Вырица, правый берег р. Оредеж в 1 км ниже поселка Никольское, ольшатник по восточному склону, 10 VII 1971, № 54.

б) Ярославская обл., окр. г. Углича, правый берег р. Волги близ дер. Баскачи, берег Игорева ручья, сыроватый еловый лес с широколиственными элементами, 15 VII 1971, № 65.

3. *Thalictrum flavum* L. 2n = 84.

а) Ярославская обл., окр. г. Углича, близ дер. Чурьяково, левый берег р. Улеймы, пойма высокого уровня, в кустах *Salix triandra* L., 16 VII 1971, № 67, 20 VII 1971, № 76.

4. *Thalictrum lucidum* L. 2n = 28.

а) Ленинградская обл., окр. ст. Вырица, правый берег р. Оредеж, в 3 км ниже пос. Никольское, луг по берегу реки, 10 VII 1971, № 56.

б) Ярославская обл., г. Углич, ст. Красное, пологий склон северо-западной экспозиции правого коренного берега р. Волги, сырой луг с преобладанием *Polygonum bistorta* L., 17 VII 1971, № 68, № 69.

5. *Thalictrum minus* L. s. l. 2n = 84.

а) Ярославская обл., окр. г. Углича, близ дер. Золоторучье, правый берег р. Волги, неолитическая стоянка, 15 VII 1971, № 58, 19 VII 1971, № 70.

б) Ярославская обл., окр. г. Углича, окраина дер. Золоторучье, правый берег р. Волги, луг у опушки леса, среди кустарников, 15 VII 1971, № 62, 19 VII 1971, № 74.

6. *Thalictrum rariflorum* Fries. 2n = 84.

а) Мурманская обл., г. Кировск, Полярно-альпийский ботанический сад, живой гербарий (происхождение: Мурманская обл., окр. г. Кандалакши), 3 VIII 1971, № 78.

Числа хромосом (2n) некоторых видов рода *Thalictrum* L.

Вид	Наши данные 2 n	Литературные данные 2 n	Автор, год	Происхождение материала
Th. alpinum L.	14	14	Langlet O., 1927; Kuhn E., 1930	Исландия; ботанический сад г. Берлина
			Böcher T., 1938; Löve A., Löve D., 1948	Финляндия, Норвегия, Швеция, Фарерские острова, Исландия
			Hedberg J., Hedberg O., 1961	Шотландия
			Sorsa V., 1969	Финляндия
			Соколовская А. П., 1958	СССР (восточный сектор Арктики, бухта Тикси)
			Соколовская А. П., 1963	СССР (Камчатка)
			1965	СССР (о. Сахалин, Камчатка)
			Соколовская А. П., Стрелкова О. С., 1948	СССР (Алтай)
			Они же, 1962	СССР (Арктическая область)
			1960	СССР (о. Колгуев)
Th. aquilegifolium L.	14	14	Langlet O., 1927	
			Kuhn E., 1928	Ботанический сад г. Гамбурга
			Kuhn E., 1930	
			Heitz E., 1932	
			Matsuura H., Suto T., 1935	
			Delay C., 1947	
			Löve A., Löve D., 1948	Финляндия, Швеция
			Kurita M., 1956	
			Pogan E. (Skalinska M. et al., 1959)	Польша (Татры)
			Жукова П. Г., 1961	СССР (Мурманская обл., г. Кировск, интродуцирован в Полярно-альпийском ботаническом саду)
		14,28	Матвеева Т. С., Тихонова А. Д., не опубл.	
Th. flavum L.	84	84	Langlet O., 1927; Kuhn E., 1928	ФРГ (г. Гамбург, окрестности); ботанический сад г. Кенигсберга (Калининград)
			Kuhn E., 1930	
			Tischler G., 1934	ФРГ (Шлезвиг-Гольштейн)
			Rohweder H., 1937	
			Löve A., Löve D., 1948	Дания, Финляндия, Норвегия, Швеция
		28	Gregory W., 1941	
Th. lucidum L.	28	28	Langlet O., 1927; Kuhn, 1928	Ботанические сады Цюриха, Гамбурга, Риги
			Kuhn E., 1930	
			Löve A., Löve D., 1948	Финляндия
			Жукова П. Г., 1961	СССР (Мурманская обл., г. Кировск, интродуцирован в Полярно-альпийском ботаническом саду)
			Overton J., 1909	
Th. minus L. s. l.	84	28		
		42	Langlet O., 1927 Kuhn E., 1928	Ботанические сады Гамбурга, Бухареста, Утрехта, Эдинбурга

Вид	Наши данные	Литературные данные		
	2 n	2 n	Автор, год	Происхождение материала
			Kuhn E., 1930	
			Tischler G., 1934; Rohweder H., 1937	ФРГ (Шлезвиг-Гольштейн)
			Löve A., Löve D., 1948	Дания, Норвегия, Швеция
			Bakšay L., 1956	
			Murin A., Vachova (I Slov. fl. I., 1967)	
		48	Hocquette M., 1922	
		40	Соколовская А. П., Стрелкова О. С., 1948	СССР (Алтай)
		42	Жукова П. Г., 1961	СССР (Мурманская обл., г. Кировск, интродуцирован в Полярно-альпийском ботаническом саду)
		70—72	Соколовская А. П., 1963	СССР (Камчатка)
Th. rariflorum Fries	84	56	Langlet O., 1927	
		≈133	Gregory W., 1941	
Th. simplex L.	56	56	Langlet O., 1927	
		56	Kuhn E., 1928	Ботанический сад г. Ленинграда
		70	Kuhn E., 1928	Ботанические сады Копенгагена, Упсалы, Оттавы
		56, 70	Kuhn E., 1930	
		56	Tischler G., 1934	ФРГ (Шлезвиг-Гольштейн)
			Löve A., Löve D., 1948	Дания, Финляндия, Норвегия, Швеция

7. *Thalictrum simplex* L. 2n=56.

а) Ленинградская обл., окр. ст. Вырица, пос. Никольское, правый берег р. Оредеж, в 3.5 км ниже поселка, луг по берегу реки, среди кустарников, 10 VII 1971, № 57.

б) Ярославская обл., окр. г. Углича, близ дер. Золоторучье, правый берег р. Волги, среди ивняков на сыром лугу, 15 VII 1971, № 60.

Выводы

1. Впервые для территории Советского Союза определены числа хромосом у *Thalictrum flavum* L. (2n=84), *Th. rariflorum* Fries (2n=84), *Th. simplex* L. (2n=56).

2. Определенные нами числа хромосом у *Th. minus* L. s. l. (2n=84) и *Th. rariflorum* Fries (2n=84) являются иными, по сравнению с числами, приводимыми в литературе; причем наше число у *Thalictrum minus* L. s. l. не совпадает и с числами (2n=40, 42, 70—72), определенными ранее для экземпляров с территории Советского Союза.

3. Определенные нами числа хромосом у *Thalictrum alpinum* L., *Th. aquilegifolium* L., *Th. flavum* L., *Th. lucidum* L., *Th. simplex* L. совпадают с литературными данными о числах хромосом у этих видов.

ЛИТЕРАТУРА

Висюлина О. Д. (1953). Род Василистник — *Thalictrum* L. Флора УССР, 5. — Миняев Н. А. (1957). Род Василистник — *Thalictrum* L. Флора Ленинградской области, 2. — Невский С. А. (1937). Род Василистник — *Thalictrum* L. Флора СССР, 7. — Орлова Н. И. (1956). Род Василистник — *Thalictrum* L. Флора Мурманской области, 3. — Хромосомные числа цветковых растений. (1969). Ред. Ан. А. Федоров. — Löve A., D. Löve. (1948). Chromosome numbers of Northen plants. Repts. Dep. Agric. Univ. Inst. Appl. Sci. (Iceland), ser. B, 3.

Ленинградский государственный университет.

(Получено 28 I 1972).

УДК 581.5 : 582.341.2

Л. И. Савич-Любицкая и А. Д. Смирнова

НОВЫЕ ДАННЫЕ ОБ ЭКОЛОГИИ *SPHAGNUM ORIENTALE* L. SAVICZ И *SPH. PERFOLIATUM* L. SAVICZ

L. I. SAVICH-LYUBITSKAYA AND A. D. SMIRNOVA. NEW DATA ON THE ECOLOGY OF *SPHAGNUM ORIENTALE* L. SAVICZ AND *SPH. PERFOLIATUM* L. SAVICZ

В статье приведены новые данные об экологии и географическом распространении *S. orientale* и *S. perfoliatum* в азиатской части СССР. Авторы считают *S. orientale* видом, замещающим *S. subsecundum* Nees в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке (кроме Камчатки и Сахалина), а *S. perfoliatum* — реликтом, сохранившимся в немногих пунктах азиатской части Советского Союза и на северо-западе Северной Америки.

В результате критического просмотра в 1947 г. всех образцов *Sphagnum subsecundum* Nees из СССР, хранившихся в гербарии Отдела споровых растений Ботанического института им. В. Л. Комарова Академии наук СССР (БИН АН СССР), были обнаружены и описаны два новых для науки вида сфагнов из секции *Subsecunda* (Lindb.) Schlieph. (Савич, 1951). В дальнейшем при переопределении других образцов *S. subsecundum* были получены дополнительные данные об экологии и распространении этих видов (Савич-Любицкая, 1952).

Sphagnum orientale L. Savicz был описан (Савич, 1951 : 206, табл. I) по сборам Р. И. Аболина, 16 VII 1912, образец № 27, определенный Варнсторфом (Warnstorf) как *S. subsecundum*, из Восточной Сибири: Якутская АССР, Якутский округ, окр. ст. Бырылахская, Вилюйского тракта (между Якутском и Вилюйском), урочище Эрень-кёль, ерничек из *Betula exilis* Sukacz., в сырой подушке (тип). Тип хранится в гербарии сфагновых мхов лихено-бриологической лаборатории Отдела низших растений БИН АН СССР.

S. orientale внешне сходен со *S. subsecundum*, поэтому многие бриологи, в том числе Варнсторф, К. Йенсен (C. Jensen), Г. Линдберг (H. Lindberg), Л. И. Савич-Любицкая (=Л. Савич) и другие, определяли его как *S. subsecundum.*

По новым материалам, для Якутии (Булунский район) можно привести *S. orientale* с о. Тит-Ары, в низовьях р. Лены: сборы 3 VIII 1956 Б. Н. Норина (определенные З. Н. Смирновой) — сырая мохово-осоково-кустарничковая тундра; сборы 11 VIII 1956 А. Е. Катенина (определенные им и проверенные З. Н. Смирновой) — сухая мохово-осоково-кустарничковая тундра (полигональный рельеф, вырубка) на наиболее высокой террасе южной части острова и сырая мохово-осоковая тундра на западном склоне к протоке (болотный полигон с болотцем в центре и с лиственницами на бровке) в юго-западной повышенной части острова.

S. orientale, по сравнению со *S. subsecundum*, более мелкий, нежный, мягкий, обычно светлее окрашенный и, кроме того, отличающийся от него одно- двуслойным гиалодермисом стебля, многоперегородчатыми водоносными клетками стеблевых листьев с узкой, не расширенной книзу каймой, а также не кольчатыми, а перепончато продырявленными порами, имеющими крошечные, едва заметные отверстия (1—2) в их оболочке и расположенными в большом количестве на обеих сторонах стеблевых и веточных листьев.

S. orientale в Арктике встречается в сырых низинных тундрах, в понижениях между кочками в кочкарных тундрах и в низинах между буграми в мелкобугристых тундрах, а также на полигональных гипново-сфагновых и сфагновых тундровых болотах.

К югу, в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке, *S. orientale* становится более распространенным. Он обитает обычно на приуроченных большей частью к берегам рек и озер болотах разного типа — осоковых,

гипново-сфагновых, кустарничково-сфагновых и других, на их низких кочках или в понижениях между ними. Он произрастает и в осочниках, болотистых кустарниках, сырых лиственничниках.

По материалам, присланным Л. В. Бардуновым (сборы 1962—1964 гг. В. Михеева и 1963—1964 гг. А. Гаращенко, определенные Савич-Любицкой), *S. orientale* в северном Забайкалье (Читинская область, Кодарский район, Чарская котловина) является компонентом сообществ: лесных (лиственничных кустарничково-осоково-моховых; лиственничных с *Betula middendorfii* Trautv. et Mey., *B. exilis*, кустарничками, осоками и мхами; лиственничных ольхово-ерниковых мохово-багульниковых), кустарниковых (рододендроново-ерниковых мохово-кустарничковых; ивняково-ерниковых осоково-кустарничковых; кустарничково-осоковых сырых ерников из *Betula fruticosa* Pall.), луговых (осоковых, переувлажненных вейниково-разнотравно-осоковых, вейниковых).

По сборам 1958 г. В. В. Липатовой и И. Г. Петровой (определенным М. П. Ахминовой), *S. orientale* в Амурской области на Амуро-Зейском плато (бассейн р. Белой, притока р. Амура и бассейн р. Малая Пера, притока р. Зеи) встречается: в кустарниковых зарослях (тальниковых, вейниково-осоковых; разнотравно-вейниково-осоковых и вейниково-осоковых ерниково-тальниковых; голубично-ерниковых кочкарных), в разнотравно-осоковых кочкарниках, на мохово-осоковых болотах.

По сборам 1956 г. В. Б. Сочавы и В. В. Липатовой (определенным Ахминовой), *S. orientale* в Амурской области в бассейне р. Буреи произрастает на торфянистых лугах.

По сборам 1966 г. Ю. С. Прозорова (определенным им) с низовьев р. Амура, Удыль-Кизинской низменности, и по его же сборам 1967 г. (определенным Григоренко) из Амгунь-Амурской низменности, *S. orientale* встречается на сфагново-кустарниково-осоковых и кустарниково-мохово-осоковых евтрофно-мезотрофных болотах.[1]

По сборам 1959 г. А. Попова (определенным Прозоровым) [1] из Приморского края, Пожарский район, окр. ст. Бурлит, *S. orientale* произрастает на лиственнично-осоковых болотах.

S. orientale, по сравнению со *S. subsecundum,* по-видимому, обладает более широкой экологической амплитудой в отношении влажности, освещенности мест обитания и характера субстрата; он является более теневыносливым, чем светолюбивый *S. subsecundum,* и далеко не всегда связан с торфянистым субстратом.

Обращают на себя внимание следующие особенности географического распространения сравниваемых видов.

S. subsecundum распространен по всей европейской территории СССР, включая ее арктическую часть, на Кавказе, отмечен в Средней Азии (Арало-Каспийский район флоры СССР), а также в Западной Сибири (Обский, Иртышский, Алтайский районы), далее, после большого перерыва, указан для Камчатки (Савич, 1932 : 466) и отмечен как редкий вид на Сахалине (Властова, 1960 : 33, 37).

S. orientale имеет совсем иное распространение, он встречается во всей арктической Сибири, включая о. Котельный,[2] полуострова Ямал, Гыданский, Таймыр, а также известен из Чукотского (бухта Эмма в заливе Провидения; мыс Шмидта; о. Врангеля) [2] и Анадырского районов Арктики.[3] Он распространен также в Восточной Сибири (Лено-Колымский, Даурский районы) и на Дальнем Востоке (Зее-Буреинский, Удский, Уссурийский районы). Этот вид не обнаружен в Охотском районе и

---

[1] Образцы сборов Прозорова и Попова проверены Савич-Любицкой.

[2] *S. orientale* приводится как *S. subsecundum* в работах Б. Н. Городкова для о. Котельного (Городков, 1956), о. Врангеля (Городков, 1958) и Чукотского полуострова (Городков, 1939).

[3] Сборы 1929 г. В. Б. Сочавы из бассейна р. Белой, притока р. Анадырь, между р. Ирумка и хребтом Пукульней, а также на болотах у р. Мухоморная, определенные как *S. subsecundum* (Савич, 1936 : 106), в 1957 г. были переопределены Савич-Любицкой как *S. orientale.*

отсутствует на Камчатке и Сахалине. Следует отметить, что оба вида — *S. subsecundum* и *S. orientale* — насколько нам известно, пока еще не обнаружены в Енисейском и Ангаро-Саянском районах.

Исходя из общегеографических закономерностей, можно полагать, что естественная граница распространения указанных видов проходит по р. Енисею, и в Енисейском и Ангаро-Саянском районах возможно нахождение только *S. orientale.*

Насколько можно судить по приведенным данным о распространении этих видов, в силу каких-то естественноисторических причин, по-видимому, произошел разрыв ареала *S. subsecundum* и возникновение на месте разрыва нового вида — *S. orientale.*

Таким образом, мы полагаем, что *S. orientale* является видом, замещающим *S. subsecundum* в Восточной Сибири, на большей части Дальнего Востока и азиатской территории Арктики,[1] на что ранее впервые уже было указано (Савич-Любицкая, 1952 : 32).

S. orientale, встречаясь в азиатской Арктике и в низовьях р. Амура, где был найден и *S. perfoliatum*, не обнаруживает к нему каких-либо переходов. На всем протяжении своего сравнительно большого ареала *S. orientale* сохраняет присущие ему особенности морфолого-анатомического строения, что свидетельствует о его видовой самостоятельности.

Sphagnum perfoliatum L. Savicz был описан (Савич, 1951, стр. 208, табл. II) по сборам Н. Я. и С. В. Кац 9 VIII 1938 (первоначально названный у этих и некоторых других образцов на этикетках как *S. jamalense* Lyd. Savicz) из крайней северо-западной части Западной Сибири, граничащей с арктической зоной: окр. Салехарда, Ямало-Ненецкий национальный округ, сфагновое болото, в мочежинах (тип). Тип хранится в гербарии сфагновых мхов лихено-бриологической лаборатории Отдела низших растений БИН АН СССР.

Кроме указанных сборов Н. Я. и С. В. Кац при описании *S. perfoliatum* Савич были использованы еще сборы 1938 г. тех же коллекторов из окр. Нового Порта (п-ов Большой Ямал), затем сборы М. Н. Аврамчика 1936—1937 гг. с п-ова Малый Ямал, к северу от пос. Ныда.[2]

S. perfoliatum, в отличие от *S. subsecundum,* имеет одно- местами двуслойный гиалодермис стебля, не кольчатые комиссуральные поры у стеблевых и веточных листьев, а перепончато продырявленные поры, и, кроме того, свободная поверхность водоносных клеток этих листьев обычно занята порами иного строения, которых нет у *S. subsecundum.*

S. perfoliatum близок к *S. orientale.* Он отличается от него уже внешне — несколько большими размерами, темной окраской, жесткостью и блеском в сухом состоянии, а также характерным строением своих стеблевых и веточных листьев. Те и другие листья *S. perfoliatum* обнаруживают недоразвитие в водоносных клетках спиральных волокон и колец перепончато продырявленных пор (представленных обычно их рудиментами) из-за уплотнения оболочек водоносных и хлорофиллоносных клеток; эти поры расположены рядами вдоль комиссур на обеих сторонах листьев, но с преобладанием их у веточных листьев на наружной стороне. Кроме того, у *S. perfoliatum* на свободной поверхности водоносных клеток веточных листьев на их наружной стороне обычно имеются многочисленные мелкие некольчатые овальные и щелевидные поры и рассеянные мелкие толстокольчатые округлые поры.

Наоборот, у *S. orientale* отсутствует (как и у *S. subsecundum*) уплотнение оболочек клеток обоего рода, не наблюдается и недоразвития спиральных волокон и колец пор в водоносных клетках листьев, а у веточных листьев поры одинаково обильны на обеих их сторонах. У *S. orientale* на свободной поверхности водоносных клеток веточных листьев с их

---

[1] В Определителе листостебельных мхов Арктики СССР (Абрамова и др., 1961 : 68) указание на распространение *S. subsecundum* в материковой части сибирской Арктики является ошибочным.

[2] Сборы Аврамчика первоначально были определены З. П. Савкиной как *S. subsecundum*, а в 1947 г. переопределены Савич-Любицкой как *S. jamalense.*

наружной стороны часто, но не всегда, присутствуют мелкие некольчатые, большей частью округлые, и рассеянные, тоже мелкие, толстокольчаные округлые поры.

S. perfoliatum обычно приурочен к мочежинам и различного рода понижениям. Он встречается: в мелкобугристой тундре; в пушицево-осоково-сфагновых и других мочежинах плоскобугристых болот и торфяников; в олиготрофных озерково-грядово-мочежинных сфагновых болотах, обильно по мочежинам (с господством *S. papillosum* Lindb.) и умеренно по грядам (с господством *S. magellanicum* Brid.). Кроме того, отмечено нахождение *S. perfoliatum* в мохово-лишайниковой тундре с кустарничками (*Ledum palustre* L., *Betula nana* L.), в кочкарной пушицевой тундре, в мохово-пушицево-ерниковом кочкарнике и на притеррасном ерниково-сфагновом болоте.

S. perfoliatum известен из азиатской части СССР.[1]

Арктическая Сибирь: Большой Ямал, западное побережье Обской губы; Малый Ямал, восточное побережье Обской губы; Пур-Тазовский водораздел — сборы 1937 г. Н. И. Темноева.[2]

Анадырский район Арктики: близ устья р. Анадырь — сборы 1950 г. В. Н. Андреева (Абрамова, 1956 : 498); центральная часть бассейна р. Анадырь — сборы 1945 г. Аврамчика (Смирнова, 1959 : 282); по гербарию — сборы 1929 г. Сочавы из бассейна р. Белой, левого притока р. Анадырь, низовья р. Инмуам, определенные как *S. subsecundum* (Савич, 1936 : 106) и переопределенные Савич-Любицкой в 1957 г. как *S. perfoliatum.*

Западная Сибирь: Обский район, окр. Салехарда.

Дальний Восток: Удский район, низовья р. Амура, Удыль-Кизинская низменность — сборы 1966 г. Прозорова (определенные им и проверенные Савич-Любицкой).

Датский бриолог Хольмен (Holmen, Scotter, 1967 : 434—436, fix. 2—11) сообщает, что открытие нового вида — *S. perfoliatum* (Савич, 1951) дало ему повод для критического пересмотра всех североамериканских образцов *S. subsecundum.* В результате этого пересмотра Хольмен обнаружил в своих сборах 1960 г. *S. perfoliatum* из арктической Аляски, р. Колвилл, к западу от Умиат (69° 17′ сев. шир., 152° 30′ зап. долготы). По данным Хольмена, *S. perfoliatum* произрастает там на болотах и в заводях вдоль реки вместе с *Carex rotundata* Wahl., *Oxycoccus palustris* Pers., *Sphagnum obtusum* Warnst., *Cinclidium subrotundum* Lindb.

Кроме того, *S. perfoliatum* приводится Хольменом для Канады по сборам Скоттера 2 VII 1964; определенным Хольменом, Беверли-лейк (64° 33′ сев. шир., 100° 27′ зап. долготы), где этот вид произрастает по болотистым берегам небольших водоемов вместе со *S. aongstroemii* C. Hartm. и *Polytrichum jensenii* Hag. Все же остальные североамериканские образцы *S. subsecundum,* просмотренные Хольменом, не обнаруживают какого-либо сходства со *S. perfoliatum.* На основании этого Хольмен подтверждает видовую самостоятельность *S. perfoliatum* и приводит его как новый вид для Северной Америки.

Следует указать, что Хольмен в данной статье совсем не упоминает *S. orientale.* Очевидно, этот вид, замещающий *S. subsecundum* в Восточной Сибири, на Дальнем Востоке и в азиатской Арктике, отсутствует в Северной Америке, где распространен *S. subsecundum.*

Что же касается *S. perfoliatum,* то это, как мы полагаем, по-видимому, вымирающий, реликтовый вид, на что указывают консервативность его морфолого-анатомических признаков (особенно уплотнение оболочек водоносных и хлорофиллоносных клеток листьев и в связи с этим частичная редукция спиральных и кольчатых волокон; обилие свободных не-

[1] В Index muscorum (1967 : 483) для *S. perfoliatum* неправильно указан том Ботанических материалов Отдела споровых растений БИН АН СССР (4 вместо 7) и ошибочно приведено распространение этого вида (Eur. вместо As. 1).

[2] Сборы Темноева первоначально были определены Савкиной как *S. subsecundum,* а в 1957 г. переопределены Савич-Любицкой как *S. perfoliatum.*

кольчатых и кольчатых пор, при наличии комиссуральных пор), а также немногочисленность и сильная разобщенность местонахождений его на двух континентах.

Можно отметить, что уплотнение оболочек водоносных (и хлорофиллоносных) клеток, очень длинных и узких из-за сужения их просвета, и в связи с этим полная редукция спиральных волокон, обилие свободных кольчатых пор при отсутствии комиссуральных пор, а также жесткость крупных веточных листьев в сухом состоянии, темная их окраска — все это наблюдается у интересных и редких видов, у *S. macrophyllum* Bernh. и *S. floridanum* (Aust.) Card. (из секции *Acocosphagnum* C. Muell.), встречающихся в юго-восточном атлантическом и, реже, среднеатлантическом районах США, в прибрежной их части.

Известный американский сфагнолог Эндрюс (Andrews, 1936—1937), рассматривая *S. macrophyllum* и *S. floridanum* как один вид — *S. macrophyllum*, полагает, что этот вид произошел, вероятнее всего, от *Subsecundum*-типа.

Выражаем свою глубокую благодарность за предоставление нам ценных материалов по экологии обоих видов сфагнов Л. В. Бардунову, А. Е. Катенину, В. В. Липатовой, Б. Н. Норину и Ю. С. Прозорову.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамова А. Л. (1956). Мхи северо-востока Азии. Тр. БИН АН СССР, сер. II. (Споровые растения), 10. — Абрамова А. Л., Л. И. Савич-Любицкая, З. Н. Смирнова. (1961). Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. — Властова Н. В. (1960). Торфяные болота Сахалина. — Городков Б. Н. (1939). Ботанико-географический очерк Чукотского побережья. Уч. зап. Лен. гос. пед. инст. им. А. И. Герцена, 21. — Городков Б. Н. (1956). Растительность и почвы о. Котельного (Новосибирский архипелаг). В сб.: Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение, 2. — Городков Б. Н. (1958). Почвенно-растительный покров острова Врангеля. В сб.: Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение, 3. — Савич Л. И. (1932). Флора торфяных мхов Камчатки. — Савич Л. И. (1936). Сфагновые мхи бассейнов Анадыря и Пенжинской губы (собранные В. Б. Сочава в 1929 и 1930 гг.). Вестн. ДВ фил. АН СССР, 16. — Савич Л. И. (1951). Два новых вида сфагнов секции *Subsecunda* Schlieph. из СССР. Бот. матер. Отд. споров. раст. БИН АН СССР, VII. — Савич-Любицкая Л. И. (1952). Сфагновые (торфяные) мхи. Флора споров. раст. СССР, I — Савич-Любицкая Л. И., З. Н. Смирнова. (1968). Определитель сфагновых мхов СССР. — Смирнова З. Н. (1959). К бриофлоре арктических районов Якутии и Дальнего Востока. Тр. БИН АН СССР, сер. II. (Споровые растения), 12. — Andrews Leroy. (1936—1937). Notes on the Warnstorf *Sphagnum* — Herbarium. I. Annales bryol., IX. — Holmen K. a. G. W. Scotter. (1967). *Sphagnum* Species of the Thelon River and Kaminuriak Lake Regions, Northwest Territories. The Bryologist, 70. — Warnstorf C. (1911). *Sphagnales-Sphagnaceae* (Sphagnologia universalis). — Wijk van der R., W. D. Margadant, P. A. Florschütz. (1967). Index muscorum, IV (P—S).

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград
и
Горьковский
государственный
университет.

(Получено 18 I 1972).

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

УДК 58.036 : 577.3 : 58 : 576.311.347

О. А. Семихатова и Т. И. Иванова

ОКИСЛИТЕЛЬНОЕ ФОСФОРИЛИРОВАНИЕ РАСТИТЕЛЬНЫХ МИТОХОНДРИЙ В УСЛОВИЯХ ПОВЫШЕННОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ

С 6 рисунками

O. A. SEMIKHATOVA AND T. I. IVANOVA. THE EFFECT OF HIGH TEMPERATURE ON THE PROCESS OF OXIDATIVE PHOSPHORILATION OF PLANT MITOCHONDRIA

В статье излагаются литературные и полученные авторами данные о зависимости окислительного фосфорилирования от температуры. Показано что разобщающее действие неблагоприятной температуры обнаруживается только на митохондриях, которые повреждены при выделении. Если выделены митохондрии хорошей сохранности, то повреждение процесса фосфорилирования происходит не ранее, а одновременно с процессом окисления. Показанная зависимость реакции митохондрий на внешние воздействия от степени их повреждения при выделении диктует условия, которые необходимо соблюдать, чтобы сопоставления митохондрий из разных образцов тканей были правомочными. Указано, что новые данные, опровергающие раннее разобщение окисления и фосфорилирования при неблагоприятных воздействиях, требуют пересмотра современных представлений об изменениях энергетики дыхания в условиях стресса.

Вопрос о том, как относятся к повышенной температуре изолированные митохондрии растений, возникает перед каждым исследователем, когда он обдумывает условия опыта. Тем не менее в первые годы изучения растительных митохондрий этот вопрос решался без специального исследования, и в литературе можно найти работы, проведенные при разных температурных условиях — 20, 25 и даже 30°. Детальное изучение температурной зависимости дыхания растительных митохондрий началось после 1960 г., и сейчас уже накоплен большой экспериментальный материал, освещенный более чем в 10 работах различных авторов.

В настоящее время исследование интересующего нас вопроса, как и вся растительная митохондриология, вступает в новый этап. Разработанная в последние годы методика получения митохондрий хорошей сохранности,[1] отличающихся наряду с другими признаками наличием фосфат-акцепторного (дыхательного) контроля, начинает использоваться в физиологических работах: испытывается активность таких митохондрий в различных экспериментальных условиях. Оказывается, что митохондрии, имеющие фосфат-акцепторный контроль, во многом иначе реагируют на воздействия, чем митохондрии худшей сохранности. Поэтому полученные ранее результаты в ряде случаев требуют пересмотра. Та же ситуация сложилась и в исследованиях вопроса о температурной зави-

[1] Характеризуя степень повреждения митохондрий при их выделении, мы будем употреблять слово «сохранность», а не «нативность» митохондрий.

симости окислительной и фосфорилирующей активности митохондрий. В связи с этим необходимо собрать и подытожить прежние данные, сопоставить их с новыми, полученными на митохондриях хорошей сохранности, и, проанализировав причины различий, ответить на вопрос об истинной температурной зависимости дыхания митохондрий. Сделать это — цель настоящей работы.

Специальное изучение температурной зависимости дыхания митохондрий проводилось тремя группами исследователей: П. А. Генкелем, И. Н. Андреевой и Е. Б. Курковой; Г. В. Устименко и А. Х. Хуратовым; Т. М. Бушуевой, О. А. Семихатовой и Т. И. Ивановой. Полученные ими данные в основном сходны и имеют лишь некоторые различия. Сходство данных обусловлено тем, что все они относятся к митохондриям примерно одинаковой и невысокой сохранности (нет фосфат-акцепторного контроля); различия данных объясняются как особенностями объектов,

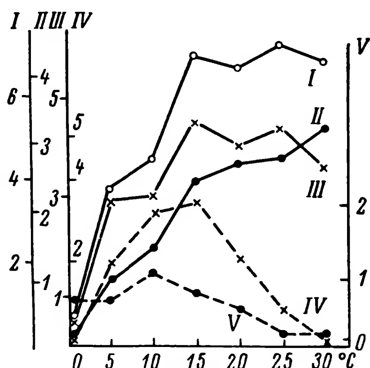


Рис. 1. Температурные кривые окислительных процессов и фосфорилирования у митохондрий клубня топинамбура (Устименко и др., 1968).

Дыхание (в мкат. O_2): *I* — общее, *II* — экзогенное, *III* — эндогенное, *IV* — эстерификация фосфата, *V* — P/O. На осях: абсцисс — температура (в °C); ординаты — *I*, *II*, *III* — мкат. O_2, *IV* — мкат. P, *V* — относительная величина (P/O).

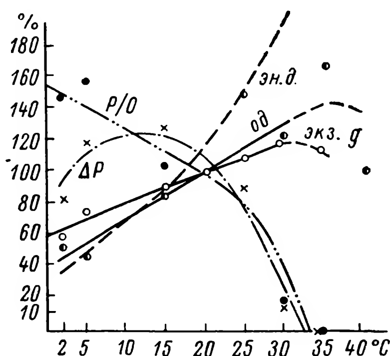


Рис. 2. Температурные кривые окислительных процессов и фосфорилирования у митохондрий проростков гороха. (Семихатова и Бушуева, 1963).

од — общее дыхание, *эн. д.* — эндогенное дыхание, *экз. д.* — экзогенное дыхание, Δ*P* — эстерификация фосфата. *На оси абсцисс* — температура (в °C); *на оси ординат* — величины измеряемых функций в процентах от наблюдаемых при 20°.

так и различиями в методике проведения разными авторами опытов с температурой. Наиболее полная кривая температурной зависимости фосфорилирующей и окислительной активности митохондрий получена Семихатовой и Бушуевой (1963) и Устименко с соавторами (1968). Как видно из данных Устименко с соавторами (рис. 1), общая окислительная активность митохондрий возрастает по мере повышения температуры более быстро до 15° и медленнее при температурах выше 15°. Кривая изменения экзогенного дыхания с повышением температуры имеет тот же характер. Интенсивность эндогенного дыхания возрастает до 15, затем до 25°, держится примерно на одном и том же уровне, а в интервале температуры 25—30° несколько снижается. Особый интерес представляет кривая изменения фосфорилирующей активности. Она поднимается до 10—15°, после 15° довольно круто падает, достигая нуля после 30°. В связи с этим изменения P/O имеют следующий характер: при температурах от 0 до 15° величина P/O почти одна и та же (при 10° наблюдается максимум), после 15° и до 25° P/O падает до незначительной величины, которую можно измерить еще и при 30°. Таким образом, по данным этих авторов, окислительная активность митохондрий описывается восходящей кривой, а фосфорилирующая активность — кривой, напоминающей параболу, с низко лежащей точкой максимума (15°). Следовательно, повышенная температура вызывает разобщение окисления и формирования и резкое снижение энергетической эффективности

дыхания митохондрий. Очень сходные результаты были получены нами в более ранней работе, проведенной с митохондриями проростков гороха.

Как видно из рис. 2, у изученного нами объекта общее поглощение кислорода митохондриями при повышенной температуре все время возрастает. Экзогенное дыхание также увеличивается, и лишь в последней температурной точке (35°), по-видимому, начинает снижаться. Фосфорилирование идет с наибольшей активностью при 15—20°, затем его скорость падает. В связи с этим величина Р/О снижается при повышении температуры. Следовательно, по нашим данным, так же как и по данным Устименко и соавт., кривые температурной зависимости поглощения кислорода и эстерификации фосфата различаются, что отражается в разобщении окисления и фосфорилирования. Это разобщение начинается при 15—20° и делается полным при температурах 30—35°.

Различия между данными рис. 1 и 2 заключаются в следующем: максимум фосфорилирования у митохондрий топинамбура (рис. 1) был обнаружен при несколько меньшей температуре, чем у митохондрий проростков гороха. У этих двух объектов соотношения хода кривых фосфорилирования и дыхания в зоне пониженной температуры несколько различаются. Величина эндогенного дыхания митохондрий топинамбура менее круто возрастает при повышении температуры.

Интересно отметить, что приведенные характеристики не строго постоянны для митохондрий, выделенных из топинамбура. Вариации условий выращивания объекта (минеральное питание), не влияя на общий характер хода кривых биохимической активности митохондрий, несколько изменяли положение точек перегибов кривых дыхания и фосфорилирования и расположение их по отношению друг к другу.

Таким образом, различия, обнаруженные у митохондрий, выделенных из разных объектов и исследованных разными авторами, не очень существенны и выражаются в частностях, тогда как сходство носит принципиальный характер. Этот вывод можно распространить и на те объекты, которые были изучены Генкелем, Андреевой и Курковой. В их первой работе (Андреева и Куркова, 1964) показано разобщение дыхания и фосфорилирования у митохондрий, выделенных из подвергнутых действию суховея листьев кукурузы. В следующей более детальной работе (Андреева и Куркова, 1965) исследовано действие повышенной температуры (от 25 до 45°) на митохондрии, выделенные из корешков проростков кукурузы. Показано, что и окислительная и фосфорилирующая активность митохондрий при повышении температуры резко падают в интервале 25—30—35°, а при 40° у митохондрий, выделенных из незакаленных листьев, фосфорилирование совсем отсутствует. Дыхание, как это ни странно, несколько активизируется при 40° по сравнению с 35°. Доля эндогенного дыхания от общего по мере повышения температуры значительно увеличивается. Таким образом, разобщение дыхания и фосфорилирования при высокой температуре было показано и в этом исследовании. Несколько выше лежащий (40, а не 30—35°) температурный предел фосфорилирования объясняется, очевидно, деталями проведения опыта (продолжительностью экспозиции при данной температуре) и лучшей сохранностью митохондрий, о которой можно судить по более высокой, чем у других описанных объектов, величине Р/О (1.6 в работе Андреевой и Курковой, около единицы в других цитированных исследованиях). Более существенное отличие данных Андреевой и Курковой заключается в том, что снижение интенсивности фосфорилирования они отмечали при одновременно идущем, но только слабее выраженном снижении интенсивности дыхания, которого другие авторы не обнаруживали совсем или отмечали лишь при более высокой температуре.

Неравномерный и неожиданный ход температурной кривой дыхания митохондрий в опытах Андреевой и Курковой говорит о необходимости упомянуть об одном серьезном методическом затруднении в исследованиях по воздействию температуры на митохондрии. Дело в том, что далеко не всегда каждое выделение дает совершенно одинаковые мито-

хондрии. Чтобы добиться в каждом опыте получения митохондрий с одной и той же интенсивностью дыхания и величиной Р/О, нужно не только провести большую работу по стандартизации всех процедур выделения, но и выращивать материал для каждого опыта в строго одинаковых условиях. Отсутствие строгого тождества митохондрий, идущих в опыты по воздействию температуры, приводит к тому, что кривые, изображающие температурную зависимость дыхания и фосфорилирования, получаются не плавными, а изломанными и даже не имеют присущего этой зависимости характера. Чтобы избежать этого, мы (Семихатова и Бушуева, 1963) определяли активность митохондрий, полученных при каждом выделении одновременно на двух аппаратах Варбурга, в одном из которых создавались разные температурные условия, а в другом всегда было 20°; результаты (рис. 2) опытов выражались в процентах от этого 20-градусного контроля. Благодаря такому приему полученные нами кривые дыхания митохондрий по форме соответствовали тому, что можно было ожидать на основании температурной кривой дыхания клеток и тканей. Но сомнение в том, правильно ли положение оптимума и максимума этих кривых при таком способе исследования не снималось. Однако это сомнение появилось не тогда, когда кривые были получены, а лишь позднее, после того, как накопился новый материал. В работах разных авторов были получены различные величины оптимальной для фосфорилирования температуры, точки прекращения фосфорилирования также не совпадали. Только ли здесь дело в объектах и в мелких различиях методики? Кроме того, кривые изменения окислительной и фосфорилирующей активностей митохондрий в связи с температурой зависели от последовательности процедур в опыте. Если в условия высокой температуры поместить проростки и затем из них выделить митохондрии, то снижение и окислительной, и фосфорилирующей активностей наблюдается после одной и той же температуры (42° при 10 мин. воздействия), и падение обеих активностей происходит с одинаковой скоростью. Только тогда, когда поглощение кислорода составляет уже лишь 25—30% от контроля, фосфорилирование угнетается еще сильнее и затем прекращается до прекращения окисления (Семихатова, 1967; Семихатова и др., 1964). В опытах Е. Б. Курковой (1966) разобщение окисления и фосфорилирования наступало также при уже значительном понижении интенсивности окисления. Таким образом, при «последействии» температуры разобщение окисления и фосфорилирования вызывается значительно более сильным воздействием и наступает только после снижения интенсивности поглощения кислорода. Чем объяснить эти различия прямого действия и «последействия» температуры? На возникающие вопросы можно было найти вполне правдоподобные ответы, но, по-видимому, все же следовало в прямых экспериментах определить, не зависит ли реакция процесса фосфорилирования на повышенную температуру от того, какими свойствами характеризуются поступающие в опыты митохондрии. И оказалось, что зависит.

В работе В. Я. Калачевой и Н. М. Сисакяна (1965) отчетливо показано различие реакции митохондрий с разными свойствами на рентгеновское облучение. В наших опытах (Семихатова и Иванова, 1967) продемонстрировано то же самое по отношению к температуре. Работа проводилась следующим образом. Воздействию повышенной температуры (в интервале 36—40°) подвергались митохондрии, различающиеся по степени сохранности и поэтому характеризующиеся различными свойствами. Чтобы получить заведомо различные митохондрии, мы использовали несколько приемов: 1) выделяли митохондрии из проростков различного возраста; 2) несколько варьировали способ выделения; 3) выделенные митохондрии подвергали кратковременному старению; 4) митохондрии подвергали замораживанию. Чтобы показать, что в результате таких приемов действительно получались различающиеся митохондрии и чтобы охарактеризовать их различия в каждом опыте, митохондрии делились на две порции и у одной дыхание и фосфорилирование опре-

делялись при 20° сразу же (контроль), а вторая подвергалась температурному воздействию определенной продолжительности. Благодаря наличию «двадцатиградусного контроля» в каждом опыте была известна исходная характеристика митохондрий, с которой и можно было сопоставить их реакцию на повышенную температуру. Какой именно показатель исходной характеристики использовать для нужного сопоставления, решалось на основе литературных данных. Их анализу посвящен ряд наших работ (Семихатова, 1966; Семихатова, Иванова, 1967; Семихатова, Иванова, 1969).

Степень сохранности изолированных митохондрий в разные годы определяли разными показателями. Набор и постепенная смена этих показателей приведены в таблице (см. таблицу). В связи с целями и возможностями нашего исследования мы выбрали величину P/O. Наблюдавшиеся в описываемых опытах вариации величины P/O у контрольных проб митохондрий свидетельствовали, что действительно воздействию температуры подвергались митохондрии разной сохранности. На рис. 3 показано, что митохондрии лучшей сохранности, у которых выше исходная величина P/O, лучше переносили повышение температуры; более высокая температура вызывала у них полное прекращение фосфорилирования.

Итак, прямые опыты доказали, что реакция митохондрий на внешнее воздействие в значительной мере определяется степенью сохранности изолированных митохондрий. Если митохондрии повреждены при выделении или находятся не в оптимальной инкубационной среде, то подавление и полное прекращение фосфорилирования у них происходит при меньшей напряженности воздействующего фактора (в нашем случае температуры). Этот факт имеет весьма существенное значение. Из него вытекает ряд важных методических выводов и заключений об-

Показатели, характеризующие степень сохранности митохондрий после выделения, применявшиеся в исследованиях за указанные годы

Год	Показатели					
1950 1955 1960 1965 1970	Способность окислять все кислоты цикла Кребса	Небольшая доля эндогенного дыхания от общего	Электронномикроскопический контроль	Большие, близкие к теоретическим, величины P/O	Наличие фосфат-акцепторного (дыхательного) контроля	Способность длительно сохранять дыхательный контроль и высокое P/O

Примечание. Горизонтальные линии в каждой графе показывают примерные годы начала применения данного показателя.

щего характера. Во-первых, становится ясным, что правильную кривую температурной зависимости окисления и фосфорилирования митохондрий можно получить только в том случае, когда реакция на все температуры определяется на митохондриях строго одинаковой степени сохранности. Другими словами, необходимо добиться получения совершенно одинаковых митохондрий в таком количестве, чтобы снять всю температурную кривую.[1] Во-вторых, первый вывод должен быть расширен в том смысле, что при изучении любого воздействия на митохондрии сопоставление митохондрий из разных проб растительного материала будет правомочным только при условии, что эти органеллы имеют после выделения одинаковую степень сохранности. В противном случае реакции двух проб митохондрий могут быть обусловлены неодинаковым повреждением их при выделении или различиями в требованиях митохондрий к инкубационной среде, а не биологическим различием клеток, из которых они получены. В-третьих, очевидно, что до сих пор полученные авторами температурные кривые носят строго конкретный характер и относятся только к митохондриям той степени сохранности, которую смогли получить авторы, и, следовательно, эти кривые не представляют истинной температурной зависимости дыхания. В-четвертых, чтобы получить большее приближение к истинной закономерности, надо работать с митохондриями максимально высокой сохранности. Только тогда можно будет думать о том, чтобы полученные на выделенных митохондриях результаты как-то трактовать и на клеточном уровне.

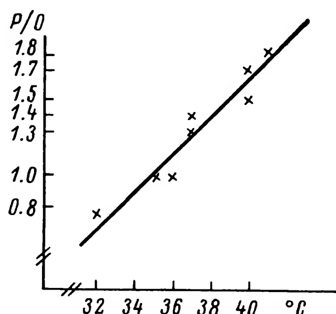


Рис. 3. Зависимость между величиной P/O изолированных митохондрий и температурой, прекращающей у них процесс фосфорилирования.

На оси абсцисс — температура (в °С), *на оси ординат* — величина P/O до воздействия температуры.

Таким образом, на первом этапе исследования растительных митохондрий истинная реакция их на разную температуру не была выяснена; но зато были выявлены те методические подходы, которые необходимы для ее выяснения.

Итак, первое десятилетие изучения температурной зависимости дыхания митохондрий продиктовало следующие требования: 1) максимально повысить степень сохранности выделенных митохондрий, 2) обеспечить получение таких сохранных митохондрий в количестве, достаточном, чтобы снять всю температурную кривую. Эти задачи решались общими усилиями всех митохондриологов. В последние годы появилось много статей, посвященных разработке методики получения из растительных объектов таких митохондрий, которые имели бы не только близкий к теоретически максимальным величинам коэффициент P/O, но и имели бы фосфат-акцепторный контроль и другие черты (см. табл.), свидетельствующие о хорошей сохранности (Verleur, 1965; Bonner, 1967; Ikuma, Bonner, 1967; Sarkissian, Srivastava, 1968; Ikuma, 1970; Зайцева и др., 1970; Рубин и др., 1970). Эта разработка включает не только усовершенствование способов выделения митохондрий из клеток, но и проверку оптимальности инкубационных сред и контроль за состоянием исходного растительного материала. Причем параллельно с получением хорошо сохранных митохондрий надо добиваться максимальной чистоты фракции и в ней однородности (одинаковой степени сохранности) всех митохондрий. В результате ряда усовершенствований методики многие авторы достигли успеха. Но для каждого объекта надо подбирать свои способы выделения

[1] При полярографическом определении активности митохондрий нужное количество материала невелико и, значит, выполнить это требование нетрудно. Но встает вопрос о длительной серии опытов, — фактор времени имеет решающее значение для состояния митохондрий.

и состав фракции; более того, они меняются даже от вариаций условий выращивания материала. Таким образом, используя коллективный опыт, каждому исследователю приходится и самому проводить методическую разработку.

Чтобы получить хорошо сохранные митохондрии из надземных частей проростков гороха, мы прежде всего заменили ручное растирание ткани в ступке на размалывание скоростным гомогенизатором. Благодаря этому и сокращению времени центрифугирования фракции митохондрий после промывки сократилась длительность процедуры выделения. Чтобы добиться большей чистоты фракции и однородности митохондрий в ней, вновь испытали различные скорости центрифугирования и остановились на 4—4.5 тыс. *g* для первого и 13 тыс. *g* для второго. Процент белка хлоропластов во фракции митохондрий снизился до 15—30. Электронномикроскопический контроль показал, что стало меньше разбухших митохондрий и во фракции превалировали сохранные митохондрии.

Несмотря на то что Лайвн и Левин (Livne, Levin, 1967) указывали, что при работе с горохом ряд предлагаемых другими авторами изменений среды выделения и инкубации не приносит успеха, мы все же сами проверили эффект рекомендуемой Верлером, Икума и Боннером (Verleur, 1965, Ikuma, Bonner, 1967) замены сахарозы на маннит и добавки маннита к сахарозе (Wiskich, Bonner, 1963). В среде инкубации вместо трис-буфера применяли фосфатный буфер, как это делали Верлер и Уритани (Verelur, Uritani, 1965). Однако эти изменения с нашим объектом не дали положительного результата. Решающую роль играли методика размельчения тканей, увеличение соотношения среды выделения и ткани, сокращение длительности процедуры выделения и прибавка в среду инкубации альбумина.

Чтобы обеспечить достаточное для снятия температурной кривой количество строго одинаковых митохондрий, мы пошли по пути единовременного выделения из однородного растительного материала больших масс митохондрий и сохранения их в активном состоянии в течение необходимого для проведения всех опытов срока. Этот путь подсказывали биохимики, изучавшие митохондрии животных: результаты их опытов показали, что замороженные митохондрии при определенных условиях могут сохраняться довольно длительное время (Hatefi, Lester, 1958; Privitera a. Greiff, 1958; Greiff и др., 1961; Camerino, King, 1965; Lusena, 1965).

Однако небольшое число имевшихся к тому времени работ по действию низкой температуры на растительные митохондрии (Swanson, Adams, 1959; Hall, Arnon, 1962; Cunningham, 1964; Heber, Santarius, 1964) не давало обнадеживающих результатов. Тем не менее нам удалось подобрать такие условия быстрого замораживания и быстрого размораживания фракции (—70° 1—2 суток, среда выделения), после которых митохондрии проявляли все признаки хорошей сохранности (Иванова и Семихатова, 1966). В недавней работе Вильсона и Боннера (Wilson, Bonner, 1970) сообщалось, что они не смогли сохранить активные митохондрии путем их замораживания, однако другими авторами (Dickinson и др., 1970) был получен такой же, как у нас, положительный результат.

Таким образом, длительная методического плана работа обеспечила нам возможность приступить к изучению температурной зависимости окисления и фосфорилирования изолированных митохондрий, имеющих хорошую сохранность. Признаками того, что они действительно мало повреждены, были длительное сохранение ими большой биохимической активности, а также высокая степень и прочность сопряжения окисления и фосфорилирования. Интенсивность дыхания и фосфорилирования была соответственно около 35 и 60 мкат. в час/мг белка и оставалась неизменной более полутора часов при температуре 20°. Коэффициент P/O при сукцинате в качестве субстрата окисления был в среднем 1.8. Прочность сопряжения доказывали сильное (75—80%) подавление дыхания митохондрий олигомицином ($4 \cdot 10^{-5}$ M) и существенная (Иванова, 1971) стимуляция дыхания динитрофенолом (30% при концентрации 10^{-5} M).

Как известно, до 1960 года на растительных митохондриях ускорения дыхания ДНФ не наблюдалось (Pierpoint, 1960). Только после усовершенствования методов выделения и получения митохондрий с фосфат-акцепторным контролем было засвидетельствовано, что ДНФ стимулирует их дыхание (Wiskich и др., 1964; Verleur, 1965; Ikuma, Bonner, 1967; Drury, McCollum, 1968; Гавриленко и др., 1970).

Полученные нами данные представлены на рис. 4 и 5. Благодаря предпринятым мерам по стандартизации митохондрий всех опытов появилась возможность представить температурную кривую в абсолютных единицах биохимической активности. Из рис. 4 видно, что интенсивность поглощения кислорода митохондриями — их экзогенное дыхание — возрастает при повышении температуры до 30°. Дальнейшее увеличение температуры вызывает уже понижение интенсивности дыхания, причем это понижение происходит довольно резко, так что при 40° остается только четверть максимальной величины поглощения кислорода. Температурный максимум дыхания митохондрий наблюдается при 30°. На рис. 5 показана

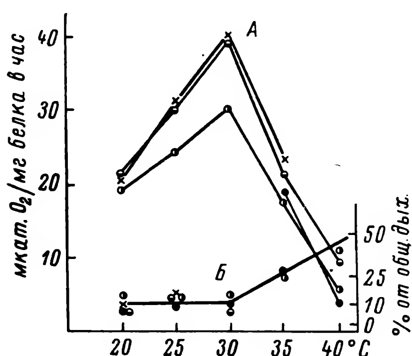


Рис. 4. Зависимость от температуры экзогенного (*А*) и эндогенного (*Б*) дыхания митохондрий хорошей сохранности. Объект — проростки гороха.

Четыре серии опытов (и для А и для Б) обозначены разными значками.

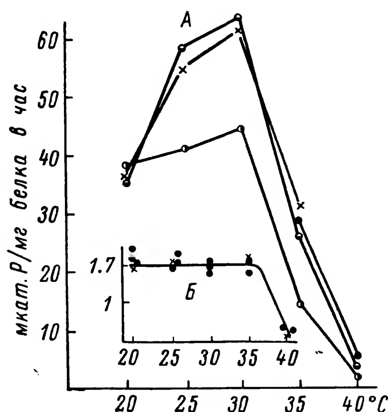


Рис. 5. Зависимость от температуры эстерификации фосфата (*А*) и величины P/O (*Б*) митохондрий хорошей сохранности. Объект — проростки гороха.

Значки те же, что на рис. 4.

температурная кривая интенсивности фосфорилирования митохондрий. Она также имеет максимум при 30°, восходящую ветвь от 20 до 30° и нисходящую — к 40°. При 40° интенсивность фосфорилирования имеет очень малую, но все же измеримую величину. Величина температурного коэффициента (около 2) как интенсивности дыхания, так и фосфорилирования в интервале 20—30° согласуется с правилом Вант-Гоффа. Крутизна нисходящей ветви кривой активностей обоих процессов примерно одинакова, но при 40° интенсивность фосфорилирования имеет меньшую величину, чем интенсивность дыхания. Как видно из рис. 4, эндогенное дыхание между 20 и 30° имеет одну и ту же небольшую величину — 10—15% от общего дыхания. При супероптимальной температуре 35 и 40° эндогенное дыхание возрастает, достигая почти 50% от общего дыхания, т. е. сравнивается по величине с экзогенным дыханием. Такая большая доля эндогенного дыхания наблюдается, однако, уже тогда, когда интенсивность как общего, так и экзогенного дыхания значительно упала. В условиях, когда доля эндогенного дыхания велика, фосфорилирование снижено еще в большей степени, чем общее дыхание.

Величина P/O при разных температурах показана на рис. 5; величина P/O вплоть до 35° остается одинаковой, а затем, к 40°, резко падает. Таким образом, кривая изменения коэффициента P/O имеет сначала — в области 20—35° — плато, затем резкий спуск. Во всех сериях опытов,

проведенных нами в разное время, все изложенные закономерности изменений биохимической активности митохондрий одинаковы. Вместе с тем эти закономерности отличаются от тех, которые были получены как нами, так и другими авторами при помощи менее совершенной методики на митохондриях худшей сохранности. Оптимальная температура дыхания и фосфорилирования лежит гораздо выше, чем это было получено ранее. Кроме того, что особенно важно, уменьшение обоих этих активностей при повреждениях наступает одновременно, а разобщение окисления и фосфорилирования при повышенной температуре можно отметить только тогда, когда интенсивность дыхания уже снижена до 20—30%. Помимо наших данных есть еще сообщение, что у прочно сопряженных митохондрий при высокой температуре может сохраняться дыхательный контроль (Romani a. Monadjem, 1970). В работе Лионса и Райсона (Lyons, Raison, 1970) прослежены изменения величины Р/О до 25°. По их данным, в области 20—25°, т. е. при температуре, уже превышающей ту, что в работах первого периода считалась оптимальной для Р/О, этот коэффициент оставался постоянным и близким к теоретически максимальному.

Кроме того, большой интерес представляет недавно опубликованная работа Коиши Тайима (Tajima, 1971), определявшего влияние повышенной температуры на окислительное фосфорилирование митохондрий полярографическим методом. У митохондрий, выделенных из молодых этиолированных проростков кукурузы и риса, при всех испытанных температурах от 10 до 40° наблюдались фосфат-акцепторный контроль и высокая величина коэффициента АДФ/О. Необходимо подчеркнуть, что при работе полярографическим методом экспозиции очень коротки. Величины АДФ/О и фосфат-акцепторного контроля в опытах Тайима несколько изменялись в зависимости от температуры, снижаясь в интервале 30—40° примерно на 30% от максимальной величины. Колебания этой величины, отмечаемые при температуре ниже 30°, по-видимому, лежат в пределах ошибки определения. Величина фосфат-акцепторного контроля при повышенной температуре равнялась 1.6—1.8, а при 10—25° она была равна 2.5—3.0. Максимальная величина коэффициента АДФ/О при сукцинате в качестве субстрата равнялась 1.8 (при 25—30°); при температуре 35—40° она снижалась только до 1.3—1.1.

Таким образом, данные, полученные на митохондриях хорошей сохранности, опровергают ранее казавшийся установленный факт, что повышение, как и понижение, температуры прежде всего повреждают механизм сопряжения, вызывают разобщение окисления и фосфорилирования. Заметное снижение коэффициента Р/О у выделенных в хорошей сохранности митохондрий происходит только после того, как в условиях повышенной температуры уже подавляется интенсивность дыхания, т. е. когда весь аппарат дыхания повреждается нагревом. Чтобы подтвердить справедливость новых данных о возможности сохранения сопряжения окисления и фосфорилирования при супероптимальной температуре, Т. И. Иванова (1971) применяла в этих условиях ДНФ и олигомицин. В опытах с ДНФ те концентрации яда, которые вызывали стимуляцию поглощения кислорода при 20°, привели к усилению дыхания и при 37°. При 37° сужались границы концентраций ДНФ, стимулирующих дыхание. Так, при 20° стимуляция наблюдалась при концентрациях $1 \cdot 10^{-5} - 7 \cdot 10^{-5}$ М, а при 37° — только при концентрации $5 \cdot 10^{-5}$ М. Снижается и величина стимуляции дыхания: при 37° это усиление дыхания лишь на 10—30% вместо 30—60% при 20°. Необходимо отметить, однако, что в области повышенной температуры труднее получить высокие Р/О, так как старение митохондрий происходит быстрее. Стимуляция дыхания под действием ДНФ подтверждает, что у изолированных митохондрий при их хорошей сохранности повышенная температура не нарушает механизма сопряжения окисления и фосфорилирования.

Опыты с олигомицином дали такие же результаты. Как известно, олигомицин прекращает фосфорилирование в дыхательной цепи, препятствуя образованию АТФ, и тем самым останавливает прочно сопряженное

с фосфорилированием поглощение кислорода. Поэтому с его помощью можно выявить, сопряжено ли у данного объекта дыхание с фосфорилированием или не сопряжено. Т. И. Иванова (1972) применяла олигомицин в конечной концентрации $4 \cdot 10^{-5}$ М, которую рекомендуют другие исследователи растительных митохондрий (Truelove, Hanson, 1966; Wilson, Hanson, 1969; Азимуратова и Бушуева, 1971). Оказалось, что и в условиях повышенной температуры этот яд влияет на дыхание митохондрий, подавляя его на 20—40%. Хотя степень ингибирования при 37° значительно меньше, чем наблюдающаяся при 20°, самый факт подавления дыхания олигомицином свидетельствует, что механизм сопряжения окисления и фосфорилирования не нарушен.

Итак, у митохондрий, имеющих хорошую сохранность, и у поврежденных при их выделении, получены различные картины изменений окислительной и фосфорилирующей активности под действием температуры. У митохондрий хорошей сохранности значительно выше лежит температурный оптимум фосфорилирования. Это количественное отличие влечет за собой более серьезное, уже качественное изменение температурной зависимости дыхания: снижение интенсивности фосфорилирования при неблагоприятной температуре у сохранных митохондрий начинается одновременно, а не раньше, чем снижение окислительной активности.

Следовательно, про сохранные митохондрии уже нельзя сказать, что у них механизм сопряжения окисления и фосфорилирования является самым чувствительным к неблагоприятным условиям звеном в цепи реакций дыхания. По-видимому, этот механизм отличается специфической чувствительностью к тем воздействиям, которые он испытывает во время выделения. Поврежденный какой-то из процедур выделения (или несколькими), он затем уже не способен вынести «дополнительной нагрузки» неблагоприятных условий, чем и можно объяснить факт раннего разобщения окисления и фосфорилирования, многократно обнаруженный в исследованиях первого периода на митохондриях невысокой сохранности. Такое объяснение подтверждается рядом работ последнего времени, в которых показано, что у митохондрий, характеристика которых свидетельствует о незначительном повреждении при выделении, нарушение сопряжения окисления и фосфорилирования происходит не раньше, а одновременно или даже после подавления дыхания. В числе этих работ есть посвященные исследованию как температурного фактора (Earnshaw, Truelove, 1968; Dickinson и др., 1970; Lyons, Raison, 1970), так и других воздействий (Жолкевич, 1968; Flowers, Hanson, 1969; Bell и др., 1971).

Может возникнуть вопрос, насколько описанная температурная зависимость дыхания митохондрий соответствует истинной, т. е. что в ней может измениться, когда получат митохондрии, отвечающие еще более строгим требованиям в отношении сохранности, приблизятся еще больше к действительно интактным митохондриям. Описанные ранее опыты с митохондриями разной степени сохранности позволяют с большой долей вероятности предположить, что при этом повысится значение оптимальной и максимальной температуры для окисления и фосфорилирования. То, что одновременное снижение активности фосфорилирования и подавление окисления в неблагоприятных условиях стало наблюдаться лишь на завершающем этапе работ по постепенному повышению сохранности митохондрий, позволяет считать, что это свойственно интактным митохондриям.

Таким образом, изменения интенсивности фосфорилирования и интенсивности дыхания митохондрий с изменениями температуры выражаются сходными при данной экспозиции кривыми, с близкими оптимумом и максимумом. Таков же вид температурных кривых дыхания клеток и тканей при относительно длительном воздействии повышенной или пониженной температуры (Семихатова и Денько, 1960; Семихатова, 1969).

Сходство с тем, что известно для клеток и тканей, распространяется и на временны́е изменения дыхания митохондрий в условиях различной температуры. Если при 20° интенсивность поглощения кислорода мито-

хондриями (хорошей сохранности) довольно длительное время остается на одном и том же уровне, то при повышенной температуре она все время снижается, т. е. через 20 мин. делается ниже, чем была в первые десять и т. д. (рис. 6). Если еще более повысить температуру (или уменьшить степень сохранности митохондрий), то спад интенсивности дыхания будет происходить быстрее. Следовательно, температурная зависимость дыхания митохондрий может характеризоваться не только такими «классическими» показателями, как оптимум и максимум, но и введенной в 1910 г. Кьюпером величиной критической температуры. Поскольку этот показатель — критическая температура — отражает ход дыхания во времени, он не зависит от длительности экспозиции, чем выгодно отличается от точки оптимума.

Сходство характеристик температурной зависимости дыхания митохондрий и дыхания интактных тканей логически понятно, поскольку дыхание тканей осуществляется главным образом митохондриями. Вместе с тем оно позволяет ставить вопрос о том, можно ли считать, что выявленные на изолированных митохондриях закономерности имеют место и в интактной ткани. Здесь речь идет главным образом о разобщении окисления и фосфорилирования: происходит ли оно у интактной ткани одновременно с подавлением дыхания или же оно наблюдается еще до уменьшения интенсивности поглощения кислорода. Этот вопрос чрезвычайно важен, поскольку он касается механизма действия на растение неблагоприятных температурных условий.

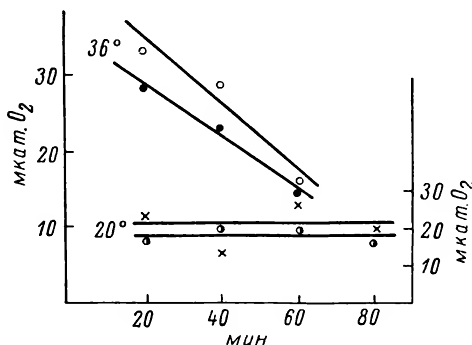


Рис. 6. Динамика поглощения кислорода изолированными митохондриями при различной температуре. Объект — проростки гороха.

Левая ордината — для температуры 36°, правая ордината — для температуры 20°.

Исследование температурной зависимости митохондрий представляет большой научный интерес не только как самостоятельная проблема, оно дает возможность выяснения механизма повреждений растения под действием нагревания или охлаждения. В настоящее время существует представление, что неблагоприятные температурные условия (как и другие повреждающие воздействия) нарушают прежде всего механизм сопряжения окисления и фосфорилирования, после чего наступает гибель клеток от недостаточного энергетического снабжения. Одно из оснований для такого представления дали исследования митохондрий, в которых действительно разобщение окисления и фосфорилирования наблюдалось очень рано. Однако, как показали дальнейшие исследования, кратко изложенные в настоящей работе, это раннее разобщение было характерно и явилось признаком только митохондрий, значительно поврежденных при выделении; оно не выражало истинной температурной зависимости дыхания митохондрий в интактном состоянии. Следовательно, представление о том, что механизм температурного повреждения клеток заключается в нарушении энергоснабжения из-за нарушения сопряженности окисления и фосфорилирования, в настоящее время лишается одной из своих главных мотивировок. В работах последних лет есть и другие данные, также опровергающие указанное представление (Семихатова, Никулина, 1967; Никулина, 1969). По-видимому, оно уже сейчас требует пересмотра и видоизменения. Таким образом, работы, выяснившие характер температурной зависимости дыхания митохондрий, важны не только для митохондриологии, но и для решения более общих вопросов, лежащих за ее пределами.

ЛИТЕРАТУРА

Азимуратова Р. Ж., Т. М. Бушуева. (1971). Поглощение кальция митохондриями из растительных тканей и его зависимость от дыхания и фосфорилирования. Физиол. раст., 18, 1 : 125—130. — Андреева И. Н., Е. Б. Куркова. (1964). Влияние предпосевного закаливания семян к засухе на окислительную активность митохондрий растений кукурузы. В сб.: Биологические основы повышения качества семян сельскохозяйственных растений. — Андреева И. Н., Е. Б. Куркова. (1965). Окислительное фосфорилирование митохондрий корней кукурузы. Физиол. раст., 12, 4 : 584—589. — Гавриленко В. Ф., Б. А. Рубин, Л. Р. Ермакова. (1970). Изучение функциональной активности митохондрий в связи с порфириновым обменом растений. Научн. докл. высш. школы, биол. науки, 12 : 61—69. — Жолкевич В. Н. (1968). Энергетика дыхания высших растений в условиях водного дефицита. — Зайцева М. Г., З. В. Титова, Б. Сарсенбаев. (1970). Состав митохондрий корней пшеницы, выращенной в различных условиях фосфатного питания. Физиол. раст., 17, 5 : 982—991. — Иванова Т. И. (1971). Влияние 2,4-динитрофенола на дыхание растительных митохондрий при различной температуре. Бот. ж., 56, 5 : 706—711. — Иванова Т. И. и О. А. Семихатова. (1966). Действие замораживания на окислительное фосфорилирование митохондрий проростков гороха. Бот. ж., 51, 9 : 1266—1275. — Иванова Т. И. (1972). Исследование на митохондриях растений механизма действия повышенной температуры. Автореф. диссерт., Л. — Калачева В. Я., Н. М. Сисакян. (1965). О разобщении окисления и фосфорилирования в митохондриях зеленых растений при рентгеновском облучении. Биохимия, 30, 4 : 858—863. — Куркова Е. Б. (1966). Влияние предпосевного закаливания растений против засухи на устойчивость структуры и активность митохондрий. Автореф. диссерт. М. — Никулина Г. Н. (1969). Относительная количественная оценка энергетической эффективности дыхания при повышенной температуре. Бот. ж., 54, 8 : 1242—1253. — Рубин Б. А., М. Е. Ладыгина, М. И. Тукеева. (1970). Определение дыхания митохондрий растительных тканей полярографическим методом. Докл. ВАСХНиЛ, 5 : 10—13. — Семихатова О. А. (1966). О возможности использовать изолированные митохондрии для оценки энергетической эффективности дыхания клеток и тканей растений. Цитология, 8, 6 : 689—702. — Семихатова О. А. (1967). Методы оценки энергетической эффективности дыхания растений. — Семихатова О. А. (1969). Показатели, характеризующие дыхательный газообмен растений. Бот. ж., 53, 8 : 1069—1084. — Семихатова О. А., Е. И. Денько. (1960). О воздействии температуры на дыхание листьев растений. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. VIII, Эксперим. ботаника, 4, 14 : 112—136. — Семихатова О. А., Т. М. Бушуева. (1963). О влиянии температуры на окислительное фосфорилирование препаратов митохондрий из гороха. ДАН СССР, 149, 4 : 982—984. — Семихатова О. А., Г. Н. Никулина. (1967). Действие температуры на включение P^{32} в нуклеотиды листьев гороха. ДАН СССР, 173, 6 : 1466—1468. — Семихатова О. А., Т. И. Иванова. (1967). О морфологических и биохимических показателях, характеризующих состояние митохондрий во фракции. Матер. ко II Всесоюзн. симпоз. по примен. электронн. микроскопии : 120—124. — Семихатова О. А., Т. И. Иванова. (1969). Энергетическая эффективность дыхания растений и ее изменения. Тезисы докл. на II Биохим. съезде. — Семихатова О. А., Т. М .Бушуева, Г. Н. Никулина. (1964). Действие температуры на дыхание и окислительное фосфорилирование митохондрий проростков гороха. В кн.: «Клетка и температура среды» : 190—193. — Устименко Г. В., А. Х. Хуратов, А. М. Синюхин. (1968). Влияние калия на дыхание и окислительное фосфорилирование в клетках клубней топинамбура на фоне меняющихся температур. ИАН СССР, серия биол., 5 : 728—738. — Bell D. T., D. E. Koeppe, R. J. Miller. (1971). The effect of drought stress on respiration of isolated corn mitochondria. Plant Physiol., 48, 4 : 413—415. — Bonner W. D. (1967). A general method for the preparation of plant mitochondria. In: Methods in enzymology. Ed. Estabrook R., M. Pullman, 10 : 126—133. — Camerino P. W., T. E. King. (1965). The differential inactivation of reduced nicotinamide adenine dinucleotide oxidase and of succinate oxidase by freezing. Biochem. Biophys. Acta, 96, 1 : 18—21. — Cunningham W. P. (1964). Oxidation of externally added NADH by isolated corn root mitochondria. Plant Physiol., 39, 4 : 699—703. — Dickinson D. B., M. J. Misch, R. E. Drury. (1970). Freezing damage to isolated tomato fruit mitochondria as modified by cryoprotective agents and storage temperature. Plant Physiol., 46, 2 : 200—203. — Drury R. E., J. P. McCollum. (1968). A hexokinase-initiated inhibition of oxygen uptake in tomato fruit mitochondria uncoupled by dinitrophenol. Plant Physiol., 43, 12 : 1727—1729. — Earnshaw M. J., B. Truelove. (1968). Swelling and contraction of phaseolus hypocotyl mitochondria. Plant Physiol., 43, 1 : 121—129. — Flowers T., J. B. Hanson. (1969). The effect of reduced water potential on soybean mitochondria. Plant Physiol., 44, 7 : 939—945. — Greiff D., M. Myers, C. Privitera. (1961). The effect of glycerol, freezing and storage at low temperature and drying by vacuum sublimation on oxidative phosphorylation by mitochondrial suspensions. Biochim. Biophys. Acta, 50 : 233—236. — Hall D. O., S. L. Arnon. (1962). Photosynthetic phosphorylation above and below 0° C. Proc. Natl. Acad. Sci., 48, 5 : 833—839. — Hatefi V., R. Lester. (1958). Phosphorylating particle types from beet heart. Biochim. Biophys. Acta, 27 : 83—89. — Heber U. W., K. A. Santarius.

(1964). Loss of adenosine triphosphate synthesis caused by freezing and its relationship to frost hardiness problems. Plant Physiol., 39, 5 : 712—719. — I k u m a H. (1970). Necessary conditions for isolation of tightly coupled higher plant mitochondria. Plant Physiol., 45, 6 : 773—781. — I k u m a H., W. D. B o n n e r. (1967). Properties of higher plant mitochondria. I. Isolation and some charakteristics of tightly-coupled mitochondria from dark-grown mung bean hypocotyls. Plant Physiol., 42, 1 : 67—75. — K o i c h i T. (1971). Effect of temperature on the activity of respiratory enzymes and oxidative phosphorylation in crop leaves. Proc. Crop Sci. Jap., 40, 3 : 261—266. — L i v n e A., N. L e v i n. (1967). Tissue respiration and mitochondrial oxidative phosphorylation of NaCl-treated pea seedlings. Plant Physiol., 42, 3 : 407—414. — L u s e n a C. V. (1965). Release of enzymes from rat liver mitochondria by freezing. Canad. J. Biochem., 43, 1 : 1787—1798. — L y o n s M., J. R a i s o n. (1970). Oxidative activity of mitochondria isolated from plant tissues sensitive and resistant to chilling injury. Plant Physiol., 45, 4 : 386—390. — P i e r p o i n t W. S. (1960). Mitochondrial preparations from the leaves of tobacco (*Nicotiana tabacum*). 2. Oxidative phosphorylation. Biochem. J., 75, 3 : 505—510. — P r i v i t e r a C. A., D. G r e i f f. (1958). Oxidative phosphorylation by mitochondrial suspensions after freezing and storage at low temperatures. J. Biol. Chem., 233, 2 : 524—527. — R o m a n i R., A. M o n a d j e m. (1970). Mitochondrial longevity in vitro. The retention of respiratory control. Proc., Natl. Acad. Sci., 66, 3 : 869—873. — S a r k i s s i a n I. V., H. K. S r i v a s t a v a. (1968). On methods of isolation of active tightly coupled mitochondria of wheat seedlings. Plant Physiol., 43, 9 : 1406—1410. — S w a n s o n C. R., M. W. A d a m s. (1959). Some metabolic responses of alfalfa seedlings to freezing. Plant Physiol., 34, 4 : 372—380. — T r u e l o v e B., J. B. H a n s o n. (1966). Calcium-activated phosphate uptake in contracting corn mitochondria. Plant Physiol., 41, 6 : 1004—1013. — V e r l e u r J. D. (1965). Studies on the isolation of mitochondria from potato tuber tissue. Plant Physiol., 40, 6 : 1003—1007. — V e r l e u r J. D., I. U r i t a n i. (1965). Respiratory activity of the mitochondrial fractions isolated from healthy potato tubers and from tuber tissue incubated after cutting or infections with *Ceratocystis fimbriata*. Plant Physiol., 40, 6 : 1008—1012. — W i l s o n R. H., J. B. H a n s o n. (1969). The effect of respiratory inhibitors on NADH, succinate and malate oxidation in corn mitochondria. Plant Physiol., 44, 9 : 1335—1341. — W i l s o n S. B., W. D. B o n n e r. (1970). Preparation and some properties of submitochondrial particles from tightly coupled mung bean mitochondria. Plant Physiol., 46, 1 : 25—30. — W i s k i c h J. T., W. D. B o n n e r. (1963). Preparation and properties of sweet potato mitochondria. Plant Physiol., 35, 5 : 594—604. — W i s k i c h J. T., R. E. Y o u n g, J. B. B i a l e. (1964). Metabolic processes in avocado fruit. 6. Controlled oxidations and coupled phosphorylations. Plant Physiol., 39, 2 : 312—322.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 25 XI 1971)

УДК (048) 581.3 : 582.5/.9

Т. Н. Наумова и М. С. Яковлев

АДВЕНТИВНАЯ ЭМБРИОНИЯ У ПОКРЫТОСЕМЯННЫХ РАСТЕНИЙ

T. N. NAUMOVA AND M. S. YAKOVLEV. ADVENTIVE EMBRYONY IN ANGIOSPERMS

В статье рассматриваются особенности эмбриологического развития видов покрытосемянных растений, склонных к адвентивной эмбрионии. У покрытосемянных с рассматриваемой формой апомиксиса подобно амфимиктам в большинстве случаев к началу цветения формируются нормально развитые зародышевые мешки и фертильные пыльцевые зерна. Однако прохождение процесса двойного оплодотворения у них часто затруднено. Имеющиеся данные свидетельствуют о возможности двух путей развития семени: в случае прохождения процесса двойного оплодотворения формируются половой зародыш и триплоидный эндосперм, из клеток соматической ткани возникают адвентивные зародыши; при нарушении или отсутствии оплодотворения яйцеклетка гибнет, эндосперм образуется апомиктически, развивающиеся зародыши имеют адвентивную природу. Возможность образования зародышей полового происхождения, как и процесс двойного оплодотворения, находятся в тесной зависимости от факторов внешней среды. Для адвентивных зародышей такой тесной связи с факторами среды обнаружено не было. Склонность к образованию адвентивных зародышей генетически закреплена и наблюдается как в условиях естественных ареалов видов, так и далеко за их

пределами, т. е. в критических условиях. Для многих видов, склонных к адвентивной эмбрионии, характерен высокий процент семян с несколькими зародышами. Наличие полового зародыша в семени не препятствует развитию адвентивных. У видов с адвентивной эмбрионией одновременно сохраняются два взаимодополняющих друг друга способа воспроизведения: и половой, и апомиктический.

Адвентивная эмбриония является особой формой размножения покрытосемянных растений, при которой зародыш образуется в результате митотического деления исходной клетки нуцеллуса или интегумента, окружающих зародышевый мешок. Развитие адвентивных зародышей осуществляется при наличии зародышевого мешка и эндосперма.

Впервые образование зародышей из клеток нуцеллуса и интегумента было описано Страсбургером (Strasburger, 1878) у *Citrus aurantium, Coelebogyne ilicifolia, Euonymus latifolia, Funkia ovata, Gymnadenia conopsea, Nothoscordum fragrans.*

На протяжении почти 100 лет со времени первого описания адвентивной эмбрионии шло накопление новых фактов. К настоящему времени проведено значительное число исследований, указывающих на возможность образования и развития адвентивных зародышей у представителей различных семейств покрытосемянных растений. Эти данные были частично обобщены различными исследователями (Ernst, 1918; Webber, 1940; Gustafsson, 1946, 1947а, б; Johansen, 1950; Maheshwari, 1950; Lebeque, 1952; Nygren, 1954; Яковлев, 1956, 1957; Хохлов, 1958, 1959, 1967; Maheshwari a. Sachar, 1963; Петров, 1964; Поддубная-Арнольди, 1964; Rutishauser, 1967). Несмотря на довольно значительный список обобщающих работ, ни одна из них не имела своей целью дать детальный обзор эмбриологического развития в случае адвентивной эмбрионии.

Между тем обобщение подобных сведений по вопросам адвентивной эмбрионии несомненно представляет большой интерес как для разработки общих теоретических вопросов эмбриологии покрытосемянных, так и для практики семенного воспроизведения. Такой краткий обзор мы и попытаемся сделать, используя наряду с литературными данными сведения, полученные одним из авторов при исследовании трех видов бересклета (Наумова, 1970а, б).

Прежде чем приступить к обсуждению особенностей эмбриологического развития видов, склонных к адвентивной эмбрионии, следует указать, что данная форма бесполого воспроизведения отмечена к настоящему времени приблизительно у 120 видов, относящихся к 39 семействам покрытосемянных растений.[1]

Адвентивная эмбриония часто является закономерным явлением не только для отдельных видов, но и для целых групп близких видов или целых родов. Способность образовывать адвентивные зародыши генетически закреплена и наследуется. Большинство видов, склонных к данной форме апомиксиса, являются теплолюбивыми, родина их — тропические и субтропические зоны Старого и Нового Света.

Формирование адвентивных зародышей у тех или иных видов не имеет какой-либо четкой приуроченности к определенной части филогенетической системы. Однако следует отметить, что данная форма апомиксиса наиболее характерна для определенных жизненных форм — деревьев и кустарников (60%) и многолетних трав (40%).

1. Зародышевые мешки и пыльцевые зерна

У видов, склонных к адвентивной эмбрионии, подобно видам, размножающимся амфимиктически, развитие зародышевых мешков протекает закономерно по тому или иному типу. Так, по *Polygonum*-типу развиваются зародышевые мешки у *Celastrus scandens*, *Euonymus europaea*, *Eu. latifolia* (Andersson, 1931); *Eu. japonica* (Copeland, 1966); *Eu. macroptera, Eu. planipes* (Наумова, 1970б); *Cyanella capensis* (Vos, 1950); *Citrus*

---

[1] См. список, стр. 1114.

(Osawa, 1912); *Eugenia malaccensis* (Roy, 1960); *Momordica charantia* (Agrawal, Singh, 1957). По *Allium*-типу — у *Allium odorum* (Модилевский, 1925, 1931); *A. nutans* (Hakansson, 1953). По *Fritillaria*-типу — у *Euphorbia dulcis* (Carano, 1925, 1926); по *Adoxa*-типу — у *Hosta coerulea* (Hu, 1960); по *Lillium*-типу — у *Eugenia jambos* (Pijl, 1934).

Как известно, клетки зрелых зародышевых мешков чаще всего гаплоидные, но отмечаются случаи, когда они могут иметь и нередуцированный набор хромосом. Последнее было отмечено Модилевским (1925, 1931) и Роем (Roy, 1960) у *Allium odorum, Eugenia malaccensis.* У некоторых представителей семейства орхидных, и в частности у *Nigritella nigra* (Afzelius, 1928, 1932), у *Zeuxine sulcata* (Swamy, 1946) развитие зародышевых мешков прекращается на ранних стадиях, что связано с нарушением мейоза макроспороцита. Аномальный мейоз был описан также для *Oenothera lamarckiana* (Vosito Sinoto, 1922), *Potentilla nepalensis, P. argyrophylla* (Gentscheff, 1938). Апоспорические зародышевые мешки также с двойным набором хромосом наблюдаются у *Alnus rugosa* (Woodworth, 1929; Woodworth, Robert, 1930); *Atraphaxis frutescens* (Edman, 1931); *Elatostema eurhynchum, E. acuminatum* (Fagerlind, 1944); *Eugenia cumini* (Naravanaswami, Roy, 1960); *Eu. malaccensis* (Roy, 1960); *Ochna serrulata* (Chiarugi a. Francini, 1930); *Spiranthes australis* (Seshagiriah, 1932); *Xanthoxylum alatum* (Mauritzon, 1935).

Сведения о развитии пыльцевых зерен также неполные. Однако для многих исследованных видов, подобно бересклетам, характерно развитие высокого процента фертильных пыльцевых зерен. У некоторых же видов, склонных к адвентивной эмбрионии, отмечаются аномалии в ходе мейоза микроспороцитов, приводящие к формированию стерильной пыльцы. Это явление описано у *Alnus rugosa* (Woodworth, 1929; Woodworth, Robert, 1930); *Euonymus japonica* (Copeland, 1966); *Euphorbia dulcis* (Kapil, 1961) и др.

Таким образом, у видов с адвентивной эмбрионией при наличии фертильной пыльцы опыление может происходить, но оно отсутствует в случае образования стерильной пыльцы. В связи с этим Эрнстом (Ernst, 1918) было предложено подразделение адвентивной эмбрионии на индуцированную и автономную. В первом случае для развития зародыша необходимо опыление, во втором — опыление отсутствует. Автономная адвентивная эмбриония отмечается у немногочисленной группы видов: *Alnus rugosa, Euonymus japonica, Euphorbia dulcis, Garcinia mangostana, Nigritella nigra, Ochna serrulata, Sarcococca ruscifolia, Xanthoxylum bungei, X. alatum.*

Принадлежность части видов к этой группе является сомнительной. Так, в частности, у *Eu. japonica* Копландом (Copeland, 1966) было отмечено, что все пыльцевые зерна у этого вида стерильны, хотя еще Мерзликиной (1954) было показано, что при проращивании на искусственной питательной среде до 50% пыльцевых зерен оказались жизнеспособными и прорастали. Для некоторых видов вопрос о наличии или отсутствии опыления остался неизученным.

Следовательно, у большинства видов, склонных к адвентивной эмбрионии, формируются нормально развитые зародышевые мешки и имеется высокий процент фертильных пыльцевых зерен; таким образом сохраняется способность к прохождению нормального процесса двойного оплодотворения, свойственного амфимиктам. Удивляет, однако, тот факт, что, несмотря на наличие нормально развитых зародышевых мешков и фертильных пыльцевых зерен, большинство таких видов характеризуется наличием низкой семенной продуктивности. Причины, вызывающие это явление, остаются не выясненными до сих пор.

При исследовании бересклетов было обращено внимание на некоторые особенности периода цветения их в условиях Ленинграда (Наумова, 1970а). В данном случае виды находились далеко не в оптимальных условиях, за пределами своих естественных ареалов. Оказалось, что в большинстве случаев пыльцевые трубки, начав прорастать, прекращали свой

рост в начальной или средней частях столбика и лишь редко достигали зародышевого мешка. Однако они большей частью были к этому времени уже нежизнеспособными. Признаки процесса двойного оплодотворения отмечались лишь в очень редких случаях. Можно полагать, что массовый опад цветков у бересклетов в период цветения обусловливается влиянием низких среднесуточных температур, воздействие которых могло привести к стерилизации пыльцы. Это позволяет считать, что, несмотря на наличие нормально развитых зародышевых мешков и пыльцевых зерен у видов, склонных к адвентивной эмбрионии, процесс двойного оплодотворения часто затруднен вследствие неблагоприятного влияния пониженных температур.

В этом случае можно наблюдать две параллельные и взаимно дополняющие друг друга возможности формирования зародыша и семени в целом. При оплодотворении развиваются половой зародыш, триплоидный эндосперм и одновременно с этим в соматической ткани дифференцируются инициальные клетки — соматоциты, дающие начало адвентивным зародышам. При отсутствии оплодотворения зародыш из яйцеклетки не развивается, клетки яйцевого аппарата гибнут, эндосперм образуется партеногенетически, а в нуцеллусе или интегументе, как и в первом случае, обособляются инициальные зародышевые клетки.

2. Инициальные клетки или сомациты

Сведения об инициальных клетках, дающих начало адвентивным зародышам, очень скудны. В большинстве случаев авторы ограничиваются описанием лишь их морфологических признаков, указывая, что эти клетки по сравнению с другими клетками материнской ткани имеют крупные размеры, более крупные ядра и богаты цитоплазмой. В результате обобщений как собственных, так и литературных данных нам удалось установить некоторые интересные особенности, связанные с дифференциацией инициальных клеток.

У многих видов, подобно исследованным нами бересклетам, инициальные клетки можно обнаружить лишь после опыления (*Citrus, Mangifera indica, Euonymus latifolia*). Является ли эта связь между опылением и обособлением инициальных клеток закономерной? Оказалось, что у некоторых видов инициальные клетки становятся заметными задолго до опыления. На основании рисунков, приведенных Ван-дер-Пайлом (Pijl, 1934) можно отметить, что у *Eugenia jambos* эти клетки отчетливо выделяются уже тогда, когда зародышевые мешки были еще двуядерными. У *Nothoscordum fragrans, Euphorbia dulcis* инициальные клетки ясно видны при четырехъядерном зародышевом мешке (Stenar, 1932; Kapil, 1961). Хакансоном (Hakansson, 1953) описаны случаи, когда инициальные клетки приступали к образованию адвентивных зародышей до опыления. Развитие нуцеллярных зародышей в неопыленных и неоплодотворенных семяпочках отмечается у апельсина Вашингтона in vitro (Button a. Bornman, 1971).

Приведенные факты подтверждаются результатами экспериментальных исследований кастрированных цветков и данными опытов по применению физиологически активных веществ, заменяющих опыление, проведенных Модилевским (1925, 1931); Хэслоп-Харрисоном (Heslop-Harrison, 1957); Ху (Hu, 1963) и др.

Следовательно, опыление не оказывает существенного влияния на процесс дифференциации инициальных клеток и начало развития адвентивных зародышей, но является, очевидно, необходимым условием для развития эндосперма.

Вторым вопросом, заслуживающим внимания, является вопрос о месте расположения инициальных клеток. Инициальные клетки и развивающиеся из них адвентивные зародыши у большинства видов располагаются вблизи микропиле, реже их можно наблюдать в халазальной части нуцеллуса или интегумента. Возможность развития халазальных зароды-

шей установлена для *Allium odorum* (Hegelmaier, 1897; Модилевский, 1925, 1931, и др.), *Elatostema eurhynchum* (Fagerlind, 1944), *Euphorbia dulcis* (Hegelmaier, 1903).

Очень редко наблюдались инициальные клетки в материнской ткани, прилежащей к боковым частям зародышевого мешка у *Colchicum autumnale* (Furlani, 1904); *Euphorbia hirsutum*×*E. dodanaei; E. montanum*× *E. angustifolium* (Michaelis, 1925); *Poa pratensis* (Nishimura, 1922). Развивающиеся зародыши в этом случае обычно менее жизнеспособны по сравнению с микропилярными и халазальными. Инициальные клетки могут дифференцироваться как в краевых областях соматической ткани, так и внутри ее. В последнем случае лишь те из адвентивных зародышей смогут развиваться, которые проникнут в полость зародышевого мешка.

Приведенные здесь примеры подтверждают положение о том, что клетки нуцеллуса или интегумента у видов, склонных к адвентивной эмбрионии, очевидно, тотипотенциальны и при определенных условиях могут стать инициальными. К сходным заключениям приходят авторы, исследующие особенности клеток соматических тканей у животных (Никитина, 1969, и др.). Были произведены опыты по пересадке ядер из клеток соматических тканей в лишенную ядра яйцеклетку. Во всех сериях опытов часть зародышей из яйцеклеток с пересаженными ядрами развивались вполне нормально. На основании полученных результатов был сделан вывод, что в принципе не исключается возможность присутствия у взрослых особей некоторого числа соматических клеточных ядер, сохраняющих все потенции, присущие ядру половой клетки.

Следует отметить еще одну особенность инициальных клеток. Процесс дифференциации инициальных клеток обычно сопровождается дезинтеграцией окружающих их клеток нуцеллуса или интегумента, что приводит к нарушению целостности ткани (Навашин и др., 1952). Подобное явление отчетливо наблюдалось и при дифференциации инициальных клеток у бересклетов (Наумова, 1970б).

Инициальные клетки начинают делиться не сразу после обособления. Период от их появления до начала деления или, как мы его условно называем, «период относительного покоя» может быть очень различным по времени у разных видов и продолжается от нескольких дней (у гибридов *Potentilla nepalensis*×*P. splendens*, Gentscheff, 1938) до нескольких недель (у *Citrus*, Osawa, 1912; *Euonymus,* Наумова, 1970б) или даже нескольких месяцев (у *Zygopetalum mackayi*, Afzelius, 1959). Вполне возможно, что период относительного покоя по своему значению может соответствовать периоду «G♀», который характеризует выход клеток из общего митотического цикла. Выход клеток из нормального митотического цикла и задержка самого хода митоза на какой-то промежуток времени, по-видимому, обусловливает возможность перехода этих клеток на иной, т. е. эмбриональный в данном случае, путь развития.

Многие вопросы, связанные с изучением цитологических, гистохимических и других особенностей инициальных клеток до сих пор совершенно не исследованы. Выяснение путей становления и дифференциации инициальных клеток является одной из актуальных задач (Яковлев, 1968, 1971).

3. Эндосперм

Начало развития эндосперма у видов с адвентивной эмбрионией обычно предшествует образованию зародышей. Сведения о способах образования эндосперма очень неполные.

У видов с автономной адвентивной эмбрионией эндосперм несомненно развивается партеногенетически. Для видов, развитие которых непосредственно связано с опылением, способы образования эндосперма показаны недостаточно убедительно и часто заставляют сомневаться в их достоверности. Представляют интерес работы, в которых дается кариологический анализ эндосперма или представлены отчетливые картины оплодотворения. Такими исследованиями была показана возможность двух путей

формирования эндосперма: первый — когда его развитие обусловлено оплодотворением центрального ядра зародышевого мешка одним из спермиев (в этом случае эндосперм триплоидный) (*Pachira oleaginea,* Baker, 1960; *Momordica charantia,* Agrawal, Singh, 1957; *Nothoscordum fragrans,* Hakansson, 1953). Второй — когда эндосперм может развиваться партеногенетически и таким образом является диплоидным (*Smilacina racemosa,* Gorham, 1953; *Atraphaxis frutescens,* Edman, 1931; *Scopolia carniolica,* Haberlandt, 1922a). Вполне возможно, что оба эти типа эндосперма могут иметь место у одного и того же вида.

Следует подчеркнуть, что эндосперм, вне зависимости от его плоидности, играет исключительно важную роль при развитии адвентивных зародышей. Модилевским (1925, 1931), Хэслоп-Харрисоном (1957) и Ху (Hu, 1963) экспериментально было показано, что развитие адвентивных зародышей возможно лишь при наличии эндосперма; при его отсутствии, если даже апомиктические зародыши и начинали развиваться, то гибли на ранних фазах. О тесной связи между адвентивными зародышами и зародышевым мешком свидетельствуют опыты по культуре тканей. Адвентивные зародыши, извлеченные на ранних стадиях развития (до шарообразной), как правило, оказывались нежизнеспособными (Rangaswamy, 1961; Sehgal, 1964). На наличие тесных связей между развивающимися адвентивными зародышами и зародышевым мешком указывается в исследованиях Хакраварти (Chakravarty, 1935), Яковлева (1957) и Солнцевой (1969). Данные наших исследований также свидетельствуют о том, что лишь те из адвентивных зародышей оказываются способными развиваться дальше, которые смогут проникнуть в полость зародышевого мешка с развивающимся эндоспермом. Имеются, однако, данные, что у некоторых представителей *Orchidaceae,* у которых эндосперм не образуется, тоже возможно развитие адвентивных зародышей (*Nigritella nigra*, Afzelius, 1928, 1932; *Zeuxina sulcata*, Seshagiriah, 1941; *Spiranthes cernua*, Swamy, 1948). Рутисхаузер (Rutishauser, 1967) предлагает выделить даже особую группу, где развитие адвентивных зародышей осуществляется при отсутствии эндосперма. Однако эти растения эмбриологически изучены слабо и делать какие-либо выводы, по нашему мнению, преждевременно.

4. Формирование адвентивных зародышей. Полиэмбриония

Зародыши видов, склонных к адвентивной эмбрионии, как уже упоминалось, могут иметь различную природу. В большинстве случаев авторы априорно считали зародыш из яйцеклетки половым по происхождению. Достоверные сведения о возможности развития зиготных зародышей у растений, склонных к адвентивной эмбрионии, очень скудны. Лишь для единичных видов даны достоверные картины оплодотворения или приведен кариологический анализ зародышей и доказана тем самым возможность развития половых зародышей. Наряду с адвентивными могут развиваться зародыши полового происхождения у *Citrus* (Osawa, 1912, и др.); *Mangifera indica* (Strasburger, 1878); *Momordica charantia* (Agrawal, Singh, 1957); *Potentilla geoides* (Popoff, 1935); *Trillium undulatum* (Jeffrey, Haertl, 1930); *Spathiphyllum palini* (Schurhoff a. Jussen, 1925) и немногих других видов.

Имеющиеся, хотя и неполные, сведения дают возможность полагать, что у видов, склонных к адвентивной эмбрионии, может иметь место процесс двойного оплодотворения и развития половых зародышей одновременно с адвентивными. Некоторые авторы считают, что возможность развития у цитрусовых адвентивных зародышей связана с началом развития половых (Мампория, 1957; Капанадзе, 1966), а между тем для большинства видов, которым свойственна адвентивная эмбриония, это не подтверждается.

Интересно сравнение хода эмбриогенеза и начала дифференцировок у половых и адвентивных зародышей. Полученные нами результаты и

имеющиеся литературные данные (Maheshwary a. Chopra, 1955; Kapil, 1961) свидетельствуют о том, что у адвентивных проэмбрио отсутствует точная закономерность в последовательности и направлении клеточных делений. Они лишены четко отграниченного от тела зародыша подвеска, базальная часть их состоит из крупных клеток, плотно примыкающих к соматической ткани, ширина ее почти одинакова с шириной терминальной части проэмбрио (Наумова, 1970б). Литературные сведения о поздних этапах развития адвентивных зародышей отсутствуют. На основании исследования бересклетов мы пришли к выводу, что переход интегументальных проэмбрио к стадии собственно зародыша осуществляется по сравнению с половыми позднее. Лишь у довольно уже крупных многоклеточных адвентивных зародышей можно наблюдать обособившуюся эмбриодерму, клетки прокамбиального тяжа, закладку семядолей и клеток зародышевого корня и чехлика. Зрелые адвентивные зародыши нормально дифференцированы.

Следует отметить, что соматические ткани видов, склонных к адвентивной эмбрионии, и сами адвентивные зародыши являются прекрасными объектами для исследований, проводимых in vitro (Sehgal, 1964; Haccius, 1965; Haccius u. Lakshmanan, 1969; Button a. Bornman, 1971).

Образование и развитие нескольких зародышей в одном семени — обычное явление для видов, склонных к адвентивной эмбрионии. У многих видов процент семян с несколькими зародышами может быть высоким и достигать 70—100% (*Citrus, Mangifera indica, Sarcococca ruscifolia, Cyanella capensis, Euphorbia dulcis, Eugenia malaccensis*). У других же видов случаи полиэмбрионии могут быть единичными или совсем отсутствовать, но их единственный зародыш может быть адвентивным по происхождению (*Euonymus japonica*, Copeland, 1966; *E. europaea*, Наумова, 1970а). Моноэмбриональность не может являться критерием того, что развивающийся зародыш обязательно имеет половое происхождение.

В случаях полиэмбрионии развивающиеся зародыши, как уже было отмечено, могут иметь различную природу. Но как часто в семени могут наблюдаться зародыши того или иного происхождения? Значительный интерес может представить изучение вида, произрастающего в разных географических зонах. Подобные исследования носят, как правило, случайный характер и немногочисленны. На основании немногих литературных данных (Jeffrey, Haertl, 1939; Swamy, 1947, 1948) и результатов наших исследований по бересклетам можно прийти к выводу, что частота образования половых зародышей, как и предшествующий этому процесс оплодотворения, находятся в тесной зависимости от факторов внешней среды, т. е. при оптимальных условиях у видов, склонных к адвентивной эмбрионии, зародыши из зиготы могут возникать постоянно, по мере ухудшения условий частота их образования снижается, а в критических условиях половые зародыши возникают очень редко или совсем отсутствуют (бересклеты).

Существует ли подобная связь между возможностью образования адвентивных зародышей и факторами среды? Нами были проведены исследования зрелых семян *Euonymus macroptera*, произрастающего в пределах своего естественного ареала на Дальнем Востоке, на о. Сахалин, а также в Ленинграде. Подобным же образом был исследован и другой вид этого рода, *Euonymus latifolia*. Во всех случаях была обнаружена полиэмбриония, обусловленная образованием адвентивных зародышей.

Следовательно, при образовании адвентивных зародышей не обнаруживается столь тесной связи с факторами внешней среды, в которой осуществляется онтогенез, которая отмечалась для половых зародышей. Следует подчеркнуть, что адвентивная эмбриония не исключает и не заменяет полового процесса, а лишь дополняет его и способствует сохранению семенного воспроизведения в условиях, неблагоприятных для прохождения полового процесса. Размножение семенами, как известно, имеет огромные биологические преимущества, которые наряду с другими особенностями позволили покрытосемянным стать самой прогрессивной

ветвью эволюции и занять к настоящему времени господствующее положение в растительном покрове Земли.

Вполне возможно, что путь прогрессивной эволюции лежит в развитии целой системы способов размножения, как считают Д. Ф. Петров (1964) и К. М. Завадский (цит. по: Щепотьев, 1967) и к мнению которых мы присоединяемся.

Заключение

У большинства видов, склонных к адвентивной эмбрионии, к началу цветения формируются нормально развитые зародышевые мешки (редко с нередуцированным набором хромосом или апоспорические) и наблюдается высокий процент фертильных пыльцевых зерен. Однако прохождение процесса двойного оплодотворения у них может быть затруднено вследствие неблагоприятного влияния факторов внешней среды. Пыльцевые трубки при этом часто прекращают свой рост в начальной или средней частях столбика и лишь в редких случаях дорастают до зародышевого мешка.

У видов с адвентивной эмбрионией отмечаются два возможных пути развития семян: в случае прохождения процесса двойного оплодотворения развивается зародыш из зиготы, триплоидный эндосперм, а в соматической ткани дифференцируются инициальные клетки — соматоциты, дающие начало адвентивным зародышам. При отсутствии двойного оплодотворения зародыш полового происхождения не развивается, клетки яйцевого аппарата дегенерируют, эндосперм возникает партеногенетически и имеет диплоидный набор хромосом, зародыши возникают из инициальных клеток и имеют апомиктическую природу.

Опыление не оказывает существенного влияния на процесс обособления инициальных клеток и начало развития адвентивных зародышей, но является необходимым условием для формирования эндосперма.

Инициальные клетки могут быть расположены в микропилярном, халазальном, в боковых районах внутреннего интегумента или нуцеллуса, в краевых областях ткани либо внутри ее. Клетки нуцеллуса или внутреннего интегумента тотипотенциальны и при определенных условиях могут стать инициальными. Адвентивные зародыши же могут развиваться лишь при проникновении в полость зародышевого мешка.

Возможность и частота образования половых зародышей находится в тесной зависимости от факторов внешней среды. При образовании же адвентивных зародышей не наблюдается столь тесной связи с условиями, в которых осуществляется онтогенез. В неблагоприятных и критических для вида условиях сохраняется возможность образования зародышей адвентивного происхождения, а следовательно, и способность к образованию жизнеспособных семян.

Адвентивные проэмбрио характеризуются отсутствием закономерности в направлении и последовательности клеточных делений. У них, как правило, отсутствует четко выраженный подвесок. Начальные признаки дифференциации отмечаются лишь у крупных шарообразных зародышей. В зрелых семенах один из адвентивных зародышей обычно нормально дифференцирован.

Для многих видов, склонных к адвентивной эмбрионии, характерен высокий процент образования семян с несколькими зародышами. Однако моноэмбриональность не может являться критерием того, что развивающийся зародыш обязательно имеет половую природу.

Эндосперм при данной форме апомиксиса может развиваться как в результате оплодотворения центрального ядра зародышевого мешка и быть триплоидным, так и партеногенетически при слиянии лишь двух полярных ядер и в таком случае быть диплоидным.

Наличие эндосперма является необходимым условием для развития как половых, так и адвентивных зародышей и образования жизнеспособных семян.

Адвентивная эмбриония не заменяет полового процесса, а лишь дополняет его и способствует сохранению семенного воспроизведения в условиях, неблагоприятных для прохождения полового процесса. Адвентивная эмбриония широко распространена среди покрытосемянных и имеет огромное эволюционное значение (см. «Список»).

Список видов, склонных к адвентивной эмбрионии

Amaryllidaceae Jaume St.-Hil.

Calostemma purpureum R. Br.	Schlimbach, 1924

Anacardiaceae Lindl.

Mangifera indica L. (включая 20 разновидностей)	Strasburger, 1878; Cook, 1907; Juliano a. Cuevas, 1932; Juliano, 1934, 1937; Leroy, 1947; Sachar a. Chopra, 1957; Maheshwary a. Ranga Swamy, 1958

Araceae Juss.

Spathiphyllum patini (Hoog.) N. E. Br.	Schurhoff a. Jussen, 1925

Asclepiadaceae R. Br.

Vincetoxicum cretaceum Pobed. *V. officinale* Moench *V. scandens* Somm. et Lev. (*V. nigrum* Ledeb. var. *scandens*) *V. stepposum* Pobed.	Кордюм. 1961, 1963

Betulaceae S. F. Gray

Alnus rugosa (Du Roi) Spreng.	Woodworth, 1929; Woodworth a. Robert, 1930

Bombaceae Kunth.

Pachira oleagina Decaisne	Baker, 1960

Buxaceae Loisel.

Sarcococca ruscifolia Stapf *S. pruniformis* Lindl. *S. hookeriana* Bail.	Orr, 1923; Wiger, 1930

Cactaceae Juss.

Opuntia aurantiaca Lindl. *O. dillenii* (Ker-Gawl.) Haw. *O. ficus-indica* (L.) Mill. *O. leucantha* Link *O. rafinesquii* Engelm. *O. tortispaina* Engelm. *O. vulgaris* Mill.	Braun, 1860; Ganong, 1898; Montemartini, 1899; Hull, 1915; Archibald, 1939; Maheshwary a. Chopra, 1955; Tiagi, 1956

Calycanthaceae Lindl.

Calycanthus floridus L. *C. occidentalis* Hook. et. Arn. *Chimonanthus praecox* Lindl.	Peter, 1920—1926; Schurhoff, 1923; Brofferio, 1930

Capparidaceae Juss.

Capparis frondosa Jacq.	Mauritzon, 1934

Celastraceae R. Br.

Celastrus scandens L. *Euonymus alata* (Thunb.) Regel f. *angustifolia* *E. alata* (Thunb.) Regel var. *apterus* Regel *E. americana* L. *E. dielsiana* Loes. *E. europaea* L. *E. japonica* L. *E. latifolia* Mill. *E. macroptera* Rupr.	Du Petit-Thouars, 1808; Grebel, 1820; Treviranus, 1839; Hofmeister, 1858; Braun, 1860; Strasburger, 1878; Jonsson, 1879—1880. Jager, 1914; Bally, Basel, 1916; Andersson, 1931; Павленко, 1936; Стратанович, 1938; Bowden, 1940; Епифанова, 1941; Щепотьев, 1941; Манжос, 1948; Сапанкевич, 1949; 1951; 1953; Мерзликина, 1954; Багаев, 1955; Adatia a. Gavde, 1962; Brizicky, 1964a, б; Mestre, 1965; Лодкина, 1966;

E. maximowicziana Prokh. *E. planipes* (Koehne) Koehne *E. oxyphylla* Miq. *E. sachalinensis* Maxim. *E. vagans* Wall. ex. Roxb. *E. verrucosoides* Loes.	Copeland, 1966; Davis, 1966; Mestre, 1967; Наумова, 1970а, б
Clusiaceae Lindl.	
Garcinia mangostana L.	Sprecher, 1919; Horn, 1940
Combretaceae Planch.	
Combretum paniculatum Vent. *C. pincianum* Hook.	Mauritzon, 1939
Cucurbitaceae Juss.	
Momordica charantia L.	Agrawal, Singh, 1957
Cyanastraceae Engl.	
Cyanella capensis Linn.	Vos, 1950
Euphorbiaceae Juss.	
Alchornea ilicifolia Muell. *Euphorbia dulcis* L. *Mallotus japonicus* (Thunb.) Muell. Arg.	Braun, 1860; Strasburger, 1878; Hegelmaier, 1903; Carano, 1925, 1926; Ventura, 1934; Cesca, 1961; Kapil, 1961
Fabaceae Lindl.	
Cassia artemisioides Gaudich. *C. australis* var. *revoluta* *C. desolata* var. *involucrata* *C. eremophila* A. Cunn.	Symon, 1956
Gentianaceae Juss.	
Gentiana livonica Fschh. *G. lutea* L. *G. punctata* L.	Руденко, 1961
Liliaceae Juss.	
Allium nutans L. *A. odorum* L. *A. senescens* L. *Colchicum autumnale* L. *Erythronium americanum* Ker-Gawl. *Hosta coerulea* (Anderws) Tratt. *Nothoscordum fragrans* Kunth *Smilacina racemosa* (L.) Desf. *Ornithogalum umbellatum* L. *Tulipa gesneriana* (Ker-Gawl.) *Trillium undulatum* Willd.	Strasburger, 1878; Jeffrey, 1895; Tretjakow, 1895; Hegelmaier, 1897; Ernst, 1901; Furlani, 1904; Mc. Allister, 1913; Haberlandt, 1922, a; Модилевский, 1925; 1931; Bambacioni-Mazetti, 1931; Stenar, 1932; Akemine, 1935; Beth, 1938; Levan a. Emsweller, 1938; Blain, 1945; Swamy, 1947; Hakansson, 1951; Gorham, 1953; Hakansson, 1953; Hakansson a. Levan, 1957; Hu, 1960, 1963
Malpighiaceae Juss.	
Hiptage madablota Gaertn.	Rao Subba, 1940
Meliaceae Juss.	
Aphanamixis polystachya Wigh.	Behari, 1962
Moraceae Link	
Streblus taxoides Kudz.	Narayanan, 1969
Myrsinaceae R. Br.	
Ardisia crispa A. DC.	Цит. по Johansen, 1950
Myrtaceae Juss.	
Callistemon lanceolatus Sweet. *Eugenia cumingii* Hook. *E. heyneana* Duthia. *E. hookeri* Steud. *E. jambolana* Lam. *E. jambos* Blanco	Cook, 1907; Tiwary, 1925; 1926; Pijl, 1934; Johanson, 1936; Roy, 1953; Naravanaswami, Roy, 1960; Roy 1961, 1962; Sahai, Roy, 1962

E. malaccensis Linn. *E. myrtifolia* Sims. *E. ugni* Hook.	
Ochnaceae DC.	
Ochna cerrulata Walp.	Chiarugi a. Francini, 1930
Onagraceae Luss.	
Clarkia elegans Dougl. *Epilobium hirsutum* L.×E. *dodanaei* Vill. *E. angustifolium* L.×E. *montanum* L. *Oenothera lamarckiana* Seringe.	Haberlandt, 1921, 1922b; Vosito Sinoto, 1922; Michaelis, 1925; Beth, 1938; Johansen, 1950; Kapil, 1961
Orchidaceae Juss.	
Dactylorchis sp. Vermln. *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. *Nigritella nigra* (L.) Reichend. *Spiranthes australis* Lindley *S. cernua* (L.) Rich. *Zeuxine sulcata* Lindley *Zygopetalum mackaii* Hook.	Strasburger, 1878; Leavitt, 1901; Suessenguth, 1923; Afzelius, 1928, 1932; Seshagiriah, 1932, 1941; Swamy, 1946, 1948, 1949; Heslop-Harrison, 1957; Afzelius, 1959; Поддубная-Арнольди, 1960; Rutishauser, 1967
Poaceae Barnhort.	
Agropyron sp. *Poa pratensis* L.	Nishimura, 1922; Dewey, 1964
Polygonaceae Juss.	
Atraphaxis frutescens C. Koch	Edman, 1931
Rosaceae Juss.	
Alchemilla acutangula Buser *A. alpina* L. *A. pastoralis* Buser *Potentilla aurea* L. *P. geoides* Beid. *P. nepalensis* Hook.×*P. splendens* *P. nepalensis*×*P. argyrophylla* Wall. *P. reptans* L.	Murbeck, 1901; 1902; Popoff, 1935; Soueges, 1935; Gentscheff, 1938; Gentscheff u. Gustafsson, 1940; Lebeque, 1950
Rutaceae Juss.	
Aegle marmelos Corrëa. *Murraya koenigii* Spreng. *M. exotica* L. *Citrus* L. *Poncirus* Rafin. *Fortunella* Swingle *Ptelea trifoliata* L. *Triphasia aurantiola* Lour. *Xanthoxylum alatum* Wall. *X. americanum* Mill. *X. bungei* Hance *X. planispinum* Sieb. *X. simulans* Hance	Leeluwenhock, 1719; Strasburger, 1878; Longo, 1908; Osawa, 1912; Erost, 1926; Chacravarty, 1935, 1936; Mauritzon, 1935; Torres, 1936; Traub, 1936; Frost, 1938; Webber, 1940; Webber a. Batchelor, 1943; Bacchi, 1943; Krug, 1943; Leroy, 1947; Moreira и др., 1947; Hofmeyer, Oberholser, 1948; Gurbel, 1952; Капанадзе, 1956; Johri a. Ahuja, 1956, 1957; Мампория, 1957; Furusato и др., 1957; Мампория, 1957; Яковлев, 1957; Капанадзе, 1958; Maheshwari a. Ranga-Swamy, 1958; Ranga-Swamy, 1958; Parlevliet a. Cameron, 1959; Ranga-Swamy, 1961; Shadra, 1962; Motial, 1923; Singh, Soul, 1963; Жуковский, 1964; Полунина, 1965; Цингер, и др., 1965; Chadra Shanker, 1965 г., Капанадзе, 1966; Майсурадзе, 1966; Iwamasa и др., 1967; James Cameron a. Garber, 1968; Rangan и др., 1968; Капанадзе, 1969, 1970; Button a. Bornman, 1971, и др.
Saxifragaceae Juss.	
Mitella ovalisfolia Greene	Niranjan, 1960
Solanaceae Juss.	
Lycopersicum sp. *Nicotiana rustica* var. *brasilia*×*Petuni* sp. *Petunia nyctaginiflora* Juss. *Scopolia carniolica* Jacq. *Withania somnifera* Dun.	Haberlandt, 1922a; цит. по Schnarf, 1931 : 177; Ilabanto, 1933

Symplocaceae Miers.

Symplocos klotzschii Bland.	Цит. по Поддубной-Арнольди, 1964

Theaceae Mirb.

Thea sinensis L.	Цит. по Поддубной-Арнольди, 1964

Thymelaeaceae Juss.

Wikstroemia indica C. A. Mey.	Цит. по Поддубной-Арнольди, 1964

Umbelliferae Juss.=
=***Apiaceae*** Lindl.

Ammi majus Walt. *Foeniculum vulgare* Mill.	Hakansson, 1923; Sehgal, 1964

Urticaceae Juss.

Elatostema acuminatum Brongn. *E. eurhynchum* Mig.	Fagerlind, 1944

Названия растений даны по «Index Kewensis Plantarum Phanerogamarum Oxonii, 1895—1965» и кн. «Хромосомные числа цветковых растений». Л., 1969.

ЛИТЕРАТУРА

Багаев С. Н. (1955). Особенности цветения и плодоношения бересклета бородавчатого (*Euonymus verrucosa* Scop.). ДАН СССР, 103, 3. — Епифанова В. Г. (1941). Два типа строения цветков бересклета европейского в связи с плодоношением. Лесное хозяйство, 5. — Жуковский П. М. (1964). Культурные растения и их сородичи. — Капанадзе И. С. (1956). Влияние внешних факторов на многозародышевость у померанцевых. Сообщ. АН ГрузССР, 17, 2. — Капанадзе И. С. (1958). К вопросу о степени полиэмбрионии у цитрусовых. Сообщ. АН ГрузССР, XXI, 2. — Капанадзе И. С. (1966). Явление многозародышевости у померанцевых. Сообщ. АН ГрузССР, 43, 2. — Капанадзе И. С. (1967). Оплодотворение и образование добавочных зародышей у цитрусовых. Тр. Сухумск. оп. станции субтропических культур, 1 : 189—196. — Капанадзе И. С. (1969). Развитие эндосперма у цитрусовых и его мутагенное воздействие на нуцеллярные зародыши. Сообщ. АН ГрузССР, 56, 1. — Капанадзе И. С. (1970). Связь моноэмбриональности и апомиксиса с раннеспелостью цитрусовых. Сообщ. АН ГрузССР, 59, 1. — Кордюм Е. Л. (1961). К вопросу о полиэмбрионии у ластовня лекарственного *Vincetoxicum officinale* Moench. Укр. бот. ж., 18, 3. — Кордюм Е. Л. (1963). К вопросу о происхождении полиэмбрионии у рода *Vincetoxicum* Moench. IV Совещ. эмбриологов. Тезисы докладов по эмбриологии растений. — Лодкина М. М. (1966). Развитие зародыша бересклета европейского *Euonymus europaea* L. в период стратификации семян. Бот. ж., 51, 5. — Майсурадзе Н. И. (1966). Полиэмбриония у цитрусовых. Субтропические культуры, 3. — Мампория Ф. Д. (1957). Воздействие оплодотворяющего начала на нуцеллярные клетки у цитрусовых. Агробиология, 5. — Манжос А. М. (1948). Эмбриология бересклета бородавчатого *Euonymus verrucosa* Scop. ДАН СССР, 61, 4. — Мерзликина Т. И. (1954). К биологии цветения бересклета японского. Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР. 19. — Модилевский Я. С. (1925). До вивчення поліембріонії у *Allium odorum* L. Вісн. Київ. бот. саду, 2. — Модилевский Я. С. (1931). Про утворення зародків у *Allium odorum*. Вісн. Київ. бот. саду, 12. — Навашин М. С., Е. Н. Герасимова-Навашина, М. С. Яковлев. (1952). О роли живого вещества в процессе воспроизведения у растений. ИАН СССР, сер. биол., 5. — Наумова Т. Н. (1970а). Развитие половых и апомиктических зародышей у бересклета европейского *Euonymus auropaea* L. Бот. ж., 55, 5. — Наумова Т. Н. (1970б). Полиэмбриония у *Euonymus macroptera* Rupr. и *Eu. planipes* (Koehne) Koehne. Бот. ж., 55, 9. — Никитина Л. А. (1969). Исследование возрастных изменений ядер эктодермы и ее производных методом ядерных пересадок (опыты на бесхвостых амфибиях). Цитология, 5. — Павленко Ф. А. (1936). Биология цветения *Euonymus verrucosa* Scop. В сб.: Агротехника и селекция бересклета. — Петров Д. Ф. (1964). Генетически регулируемый апомиксис. — Поддубная-Арнольди В. А. (1960). Полиэмбриония у орхидей. Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР, 36. — Поддубная-Арнольди В. А. (1964). Общая эмбриология покрытосеменных растений. — Полунина Н. И. (1965). Локализация аскорбиновой кислоты при нуцеллярной эммиксис у некоторых высокогорных растений Украинских Карпат. Укр. бот. ж., брионии у *Citrus*. Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР, 58. — Руденко К. Ю. (1961). Апо-18, 6. — Сапанкевич П. В. (1949). Биология цветения и плодоношения у бересклета бородавчатого и бересклета европейского. Автореферат диссерт. на соиск. уч. степ. канд. биол. наук. — Сапанкевич П. В. (1951). Развитие пыльцы и семяпочек у бересклета бородавчатого и бересклета европейского. Тр. Брянск. лесохоз. инст., 5. — Сапанкевич П. В. (1953). Биология цветения и эмбриология

бересклета бородавчатого и бересклета европейского. Тр. Инст. леса, АН СССР, XI. — Солнцева М. П. (1969) Эмбриологическая классификация апомиксиса покрытосеменных. Генетика, V, 8. — Стратанович А. И. (1938). Цветение и созревание семян бересклета. Сб. трудов ЦНИИЛХ «Бересклет». — Хохлов С. С. (1958). Классификация апомиксиса у покрытосеменных. ДАН СССР, 119, 4. — Хохлов С. С. (1959). О количестве видов растений, размножающихся бесполосеменным путем. Уч. зап. (Сарат. унив.), 64. — Хохлов С. С. (1967). Апомиксис: классификация и распространение у покрытосеменных растений. Успехи соврем. генетики, 1. — Цингер Н. В., В. А. Поддубная-Арнольди, Т. Р. Петровская, Н. Н. Полунина. (1965). Гистохимическое исследование генеративных органов апомиктических представителей *Taraxacum* и *Citrus*. Тр. Моск. общ. испытат. природы, 13. — Щепотьев Ф. Л. (1939). Межвидовая гибридизация в роде *Euonymus*. В сб.: Агротехника и селекция бересклета. — Щепотьев Ф. Л. (1941). Биология цветения *Euonymus nana* М. В. Сов. бот., 3. — Щепотьев Ф. Л. (1967). Совещание ботаников и лесоводов по апомиксису. Лесоведение, 1. — Яковлев М. С. (1956). Полиэмбриония у высших растений. В кн.: Проблемы современной эмбриологии. — Яковлев М. С. (1957). Основные типы полиэмбрионии высших растений. Тр. БИН АН СССР, сер. 7, 4. — Яковлев М. С. (1968). Основные направления в эмбриологии покрытосеменных растений. В кн.: Всесоюзная межвузовская конференция по морфологии растений. — Яковлев М. С. (1971). Основные задачи в области изучения эмбриогенеза. В кн.: Проблемы эмбриологии. — Adatia R. D. a. S. G. Gavde. (1962). Embryology of the *Celastraceae*. В кн.: Plant embryology. — Afzelius K. (1928). Die Embryobildung bei *Nigritella nigra*. Svensk bot. tidskr., 22 : 82—91. — Afzelius K. (1932). Zur Kenntnis der Fortpflanzungsverhältnisse und Chromosomenzahlen bei *Nigritella nigra*. Svensk bot. tidskr., 26 : 365—369. — Afzelius K. (1959). Apomixis and Polyembryony in *Zygopetalum mackayi* Hook. Acta Horti Bergiani, 19, 2 : 7—13. — Agrawal J. S., S. P. Singh. (1957). Nucellar polyembryony in *Momordica charantia* Linn. Sci. a. Culture, 22, 11. — Akemine T. (1935). Chromosome studies on *Hosta*. I. The chromosome numbers in various species of *Hosta*. Hokkaido Imp. Univ. J. Fac. Sci., 5 (1) : 25—32. — Andersson A. (1931). Studien über die Embryologie der Familien *Celastraceae*, *Oleaceae* und *Apocynaceae*. Lunds univ. Arsskr. Avd. 27, 7. — Archibald E. E. (1939). The development of the ovule and seed of jointed cactus (*Opuntia aurantiaca* Lindley), S.-African J. Sci., 36 : 195—211. — Arndt C. H. (1935). Note on polyembryony and multiple shoots from the seed in *Mangifera indica*. Amer. J. Bot., 22, 1. — Bacchi O. (1943). Cytological observation in *Citrus*. III. Megasporogenesis, fertilization and polyembryony. Bot. Gaz., 105 : 221—225. — Baker H. G. (1960). Apomixis and polyembryony in *Pachira oleaginea* (*Bombaceae*). Amer. J. Bot., 47, 4 : 296—302. — Bally W., Basel. (1916). Zwei Fälle von Polyembryonie und Parthenokarpie. Verh. Schweiz. Naturf. Ges., 98 : 169—170. — Bambacioni-Mazetti V. (1931). Sullo sviluppo dell'embrione in *Tulipa gesneriana* L. Ann. Bot. Ital. 19 : 145—155. — Behari Rash Glosh. (1962). A note on the nucellar polyembryony in *Aphanamixis polystachya* (Wall) Parker. Current Sci. India, 31, 4. — Beth K. (1938). Untersuchungen über die Auflösung von Adventivembryonie durch Wundreiz. Planta, 28 : 296—346. — Blain A. (1945). Sexual reproduction of *Trillium : T. erectum* L. and *T. grandiflorum* (Michx.) Salisb. Diss. Mc-Gill University (cited by Maheshwari, 1947). — Braun A. (1860). Polyembryonie und Keimung von *Coeleboryne*. Abh. Königl. Acad. Wiss., Berlin : 109—263. — Brizicky G. K. (1964a). The genera of *Celastrales* in the South-eastern United States. J. Arnold Arboretum, 45, 2. — Brizicky G. K. (1964б). Polyembryony in *Euonymus* (*Celastraceae*). J. Arnold Arboretum, 45, 2. — Brofferio I. (1930). Osservazioni sullo sviluppo delle *Calycanthaceae*. Ann. Bot. Ital., 18 : 387—394. — Button J. a. C. H. Bornman. (1971). Development of nucellar plants from unpollinated and unfertilised ovules of the Washington navel orange in vitro. J. S.-African Bot., 37, 2. — Cameron James W. a. Morris S. Garber. (1968). Indentical-twin hybride of *Citrus*×*Poncirus* from strictly sexual seed parents. Amer. J. Bot., 55 (2) : 199—205. — Carano E. (1925). Sul particolare svilupре del gametofito femminile di *Euphorbia dulcis* L. Rendic. R. Accad. Lincei Cl. Sci. Fis. Mat. Nat., Ser. 6a, I : 633. — Carano E. (1926). Ulteriori osservazioni su *Euphorbia dulcis* L. in rapporto col suo comportamento apomittico. Ann. Bot. (Rome), 17 : 50—79. — Cesca Giuliano. (1961). Ricerche cariologiche ed embriologiche sulle *Euphorbiaceae*. I. Su alcuni biotipi di *Euphorbia dulcis* L. della toscana. Caryologia, 14, 1 : 79—96. — Chakravarty R. S. (1935). Polyembryony in *Murraya konigii* Spreng. Current Sci., 3, 8. — Chakravarty R. S. (1936). Nucellar polyembryony in *Rutaceae*. Current Sci., 5 : 202—203. — Chiarugi A. a. E. Francini. (1930). Apomissia in *Ochna serrulata* Walp. Nuovo giorn. bot. ital. Nuova serie, XXXVII : 1—247. — Cook M. T. (1907). Notes on polyembryony. Torreya, 7, 113. — Copeland H. F. (1966). Morphology and embryology of *Euonymus japonica*. Phytomorphology, 16, 3. — Davis G. L. (1966). Systematie Embryology of the Angiospermen. — Dewey D. R. (1964). Polyembryony in *Agropyron*. Crop Sci. U. S. A., 4, 3 : 313—317. — Dhayan Chadra, Shanker Gouri. (1965). Polyembryonie studies in certain indigenous species of *Citrus*. Sci. and Culture, 31, 7. — Du Petit-Thouars A. (1808). Observations sur la germination d'*Allium fragrans* et de quelques autres plantes dont les graines renferment plusieurs embryons distincts. Nouv. Bull., Soc. Philom., I : 128. — Edman G. (1931). Apomeiosis und Apomixis bei *Atraphaxis frutescens* C. Koch. Acta Horti Berg., 11 : 13—66. — Ernst A. (1901). Bei-

träge zur Kenntnis der Entwicklung des Embryosackes und des Embryo (Polyembryonie) von *Tulipa gesneriana* L. Flora, 88 : 37—77. — Ernst A. (1918). Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. — Fagerlind F. (1944). Die Samenbildung und die Zytologie bei agamospermischen und sexuellen Arten von *Elatostema* und einigen damit zusammenhängender Probleme. Sv. Vet.-Akad. Handl., III, 21 (4) : 1—130. — Frost H. B. (1926). Polyembryony, Heterozygosis and chimeras in *Citrus*. Hilgardia, I, 16. — Frost H. B. (1938). Nucellar embryony and juvenile characters in clonal varieties of *Citrus*. J. Heredity, 29 : 423—432. — Furlani J. (1904). Zur Embryologie von *Colchicum autumnale*. Oesterr. Bot. Zeitschr., 54 : 373—379. — Furusato K., V. Onta a. K. Jshibashi. (1957). Studies on polyembryony in *Citrus*. Seiken jihô, 8 : 40—48, 98—100. — Ganong W. F. (1898). Upon polyembryony and its morphology in *Opuntia vulgaris*. Bot. Gaz., 25 : 221—228. — Gentscheff G. (1938). Über die pseudogame Fortpflanzung bei *Potentilla*. Genetica, 20 : 398—408. — Gentscheff G. u. A. Gustafsson. (1940). Parthenogenesis and pseudogamy in *Potentilla*. Bot. notiser (Lund.), 2 : 109—132. — Gorham A. L. (1953). The question of fertilization in *Smilacina racemosa* (L.) Desf. Phytomorphology, 3, 12. — Grebel Dr. (1820). Über die Samen des *Euonymus latifolius*. Flora, 3 : 321—332. — Gurbel J. J. (1952). Polyembryionia et embryiogenia, adventica en *Citrus, Mangifera* et *Eugenia*. Rev. liter., 3 : 433—450. — Gustafsson A. (1946). Apomixis in higher plants. Part I. The mechanism of apomixis. Lunds univ. arsskr. Avd., 2, 42, 3. — Gustafsson A. (1947a). Apomixis in higher plants. Part II. The causal of apomixis. Lunds univ. arsskr. Avd., 2, 43, 2. — Gustafsson A. (1947б). Apomixis in higher plants. Part III. Biotype and species formation. Lunds univ. arsskr. Avd., 2, 43, 12. — Haberlandt G. (1921). Über experimentelle Erzeugung von Adventivembryonen bei *Oenotera lamarckiana*. Sitzungsber Preuss. Acad. Wiss., 40 : 695—725. — Haberlandt G. (1922a). Die Vorstufen und Ursachen der Adventivembryonie. Sitzungsber. Preuss. Acad. Wiss., XXV : 386—406. — Haberlandt G. (1922б). Über Zellteilungshormone und ihre Beziehungen zur Wundheilung, Befruchtung, Parthenogenesis und Adventivembryonie. Biol. Zbl., 42 : 145—172. — Haccius B. (1965). Haben «Gewebekulturen-embryonen» einen Suspensor? Ber. Dtsch. bot. Ges., 78, 11. — Haccius B. u. Hans Reichert. (1964). Restitutionserscheinungen an pflanzlichen Meristemen nach Röntgenbestrahlung. II. Adventivembryonie nach Samenbestrahlung von *Eranthis hiemalis*. Planta, 62 : 355—372. — Haccius B. u. K. K. Lakshmanan. (1969). Adventiv Embryonen — Embryoide — Adventiv Knospen. Ein Beitrag zur Klärung der Begriffe. Osterr. Bot. Zeitsch., 2 : 116. — Hakansson A. (1923). Studien über die Entwicklungsgeschichte der Umbelliferen. Lunds. univ. arsskr. Avd., 2, 18, 7. — Hakansson A. (1951). Parthenogenesis in *Allium*. Bot. notiser (Lund.), 2 : 143—179. — Hakansson A. (1953). Die Samenbildung bei *Nothoscordum fragrans*. Bot. notiser (Lund.), 1 : 129—139. — Hakansson A. a. A. Levan. (1957). Endo-duplicational meiosis in *Allium odorum*. Hereditas, 43, 2 : 179—200. — Hegelmaier F. (1897). Zur Kenntnis der Polyembryonie von *Allium odorum* L. Bot. Ztg., 1 : 133—140. — Hegelmaier F. (1903). Zur Kenntnis der Polyembryonie ven *Euphorbia dulcis* Jacq. (*E. purpurata* Thuill.). Ber. Dtsch. bot. Ges., 21 : 6—19. — Heslop-Harrison J. (1957). The physiology of reproduction in *Dactylorchis*. I. Auxin and the control of meiosis, ovule formation and ovary growth. Bot. notiser, 110 : 28—48. — Hofmeister W. (1858). Neuere Beobachtungen über die Embryobildung der Phanerogamen. Jahrb. Wiss. Bot., 1 : 82—190. — Hofmeyer J. D. a. P. C. I. Oberholzer. (1948). Genetic aspects associated with the propagation *Citrus*. Fmg. S.-Afr., 23 : 201—208. — Horn C. L. (1940). Existence of only one variety of cultivated mangosteen explained by asexually formed «seed». Science, 92 : 237—238. — Hu S. V. (1960). Etudes sur la polyembryonie de *Hosta coerulea*. Tratt. Acta bot. sinica, 9, 2 : 147—152. — Hu S. V. (1963). Studies in the polyembryony of *Hosta coerulea*. Tratt. Acta bot. sinica, 11, 1 : 16—25. — Hull E. D. (1915). Polyembryony in *Opuntia rafinesquii*. Ann. Bot., 21 : 56—57. — Ilabanto Bonerjian Param Nath Bhaduri. (1933). Polyembryony in *Solanaceae*. Current Sci. Bangalore, 1, 10 : 310—311. — Iwamasa M., T. Ueno, M. Nishimura. (1967). Inheritance of nucellar embryony in *Citrus*. Bull. Hort. Research Stat. Okidsu, Ser. B., 7 : 1—8. — Jager G. F. (1914). Über die Missbildungen der Gewächse. — Jakovlev M. S. (1967—1968). Polyembryony in higher plants and principles of its classification. Phytomorphology, 17, 1—4. — Jeffrey E. C. (1895). Polyembryony in *Erythronium americanum*. Ann. Bot., 9 : 537—541. — Jeffrey E. C., E. I. Haertl. (1939). Apomixis in *Trillium*. Cellule, 48 : 79—88. — Johansen D. A. (1950). Plant embryology. Embryogeny of the spermatophyta. — Johanson A. M. (1936). Polyembryony in *Eugenia hookeri*. Amer. J. Bot., 23, 2. — Johri B. M. a. M. R. Ahuja. (1956). Development of endosperm and nucellar polyembryony in *Aegle marmelos* Correa. Current Sci., 25, 5 : 162—164. — Johri B. M., M. R. Ahuja. (1957). A contribution to the floral morphology and embryology of *Aegle marmelos* Correa. Phytomorphology, 7, 1 : 10—24. — Jonsson B. (1879—1880). Om Embryosäckens utveckling hos Angiospermen. Acta Univ. ludensis, 16 : 1—86. — Juliano J. B. (1934). Origin of embryos in the Strawberry Mango. Philippine J. Sci., 54. — Juliano J. B. (1937). Embryos of Carabao Mango. Philippine Agriculturist, 25 : 749—760. — Juliano J. B. a. N. L. Cuevas. (1932). Floral morphology of the Mango (*Mangifera indica* Linn.) with special reference to the Pico variety from Philippines. Philippine Agriculturist, 21 : 449—472. Kapil R. N. (1961). Some embryological aspects of

Euphorbia dulcis L. Phytomorphology, 11, 1 : 24—36. — Krug C. A. (1943). Chromosome numbers in the subfamily *Aurantioideae* with special reference to the genus *Citrus*. Bot. Gaz., 104 : 602—611. — Leavitt R. G. (1901). Notes on the embryology of some New England Orchids. Rhodora, 3, 27, 28. — Lebeque A. (1950). Polyembryonie chez le *Potentilla aurea* L. Bull. Soc. bot. France, 97 : 199—201. — Lebeque A. (1952). La polyembryonie chez les angiospermes. Bull. Soc. bot. France, 99 : 329—367. — Leeuwenhock A. (1719). Epistolae physiological super compluribus naturae arcanis. — Leroy J. F. (1947). La polyembryonie chez les *Citrus*, son intérêt dans la culture et amélioration. Rev. internat. bot. appl. et agric. trop., 27 : 483—495. — Levan A. a. S. L. Emsweller. (1938). Structural hybridity in *Nothoscordum fragrans* and the origin of terminally attached chromosomes. J. Heredity, 29 : 291—294. — Longo B. (1908). La poliembrionia nello *Xanthoxylum bungei* senza fecondazione. Bull. Soc. bot. It. : 113—115. — Maheshwari P. (1947). Tetranucleate embryo sacs in Angiosperms. Lloydia, 10 : 1—18. — Maheshwari P. (1950). An introduction to the embryology of Angiosperms. — Maheshwari P. a. R. N. Chopra. (1955). The structure and development of the ovule and seed of *Opuntia dillenii* Haw. Phytomorphology, 5, 1 : 112—122. — Maheshwari P. a. N. S. Rang-Swamy. (1958). Polyembryony and in vitro culture of embryos of *Citrus* and *Mangifera*. Indian J. Hortic., 15 : 275—282. — Maheshwari P. a. R. C. Sachar. (1963). 9. Polyembryony. В кн.: Recent advances in the embryology of angiosperms : 265—296. — Mauritzon J. (1934). Die Embryologie einiger Capparidaceen sowie von *Tovaria pendula*. Arkiv bot., 26 A, 15. — Mauritzon J. (1935). Über die Embryologie der Familie *Rutaceae*. Svensk bot. tidskr., 29 : 319—347. — Mauritzon J. (1939). Contribution to the embryology of the orders *Rosales* and *Myrtales*. Lunds univ. Arsskr. 35, 2. — Mc. Allister F. (1913). On the cytology and embryology of *Smilacina racemosa*. Trans. Wisconsin Acad. Sci. Arts and Letters, 17. — Mestre J. C. (1965). Embryogenie des Celastracees, Development de l'embryon chez l'*Euonymus europaea* L. Compt. rend. seances Acad. sci., Paris, 11, 260, 12. — Mestre J. C. (1967). La signification phylogenetique de l'embryogenie. Rev. gen. bot., 74, № 877. — Michaelis P. (1925). Zur Cytologie und Embryoentwicklung von *Epilobium*. Ber. Deutsch. bot. ges., 43 : 61—67. — Montemartini L. (1899). Contributo allo studio del'anatomie del frutto e del seme delle Opunzie. Atti Ist. Bot. Univ. 11, 5. — Moreira S., J. T. A. Gurgel a. L. F. de Arruda. (1947). Polyembryony in *Citrus*. Bragantia (San Paulo), 7 : 69—106. — Motial V. S. (1963). Polyembryonic studies in some of the limes, lemons and other citrusrootstock varieties. Sci. a. Culture India, 29, 9. — Murbeck S. (1901). Pathenogenetische Embryobildung in der Gattung *Alchemilla*. Lunds univ. Arsskr., 36, 7. — Murbeck S. (1902). Über Anomalien des Nuzellus und des Embryosackes bei parthenogenetischen Arten der Gattung *Alchemilla*. Acta Univ. lundensis, 38. — Naravanaswami S., S. K. Roy. (1960). Embryo sac development and polyembryony in *Sizygium cumini* (Linn.) Skeels. Bot. notiser, Fasc. 3, 113 : 273—284. — Narayanan C. R. (1969). Polyembryony in *Streblus taxoides* (Heyne) Kudz. J. Indian Bot. Soc., XLVII, 3—4 : 354—358. — Niranjan Pal. (1960). Development of the seed of *Millettia ovalifolia*. Bot. Gaz., 122, 2 : 130—137. — Nishimura M. (1922). On the germination and the polyembryony of *Poa pratensis* L. Bot. Mag. Tokyo, 36 : 47—54. — Nygren A. (1954). Apomixis in the angiosperms. II. Bot. Rev., 20 : 577—649. — Orr M. V. (1923). Polyembryony in *Sarcococca ruscifolia* Stapf. Notes Roy. Bot. Garden. Edinburgh., 14, 21—23. — Osawa J. (1912). Cytological and experimental studies in *Citrus* J. Col. Agr. Tohoku imper. univ. Tokyo, 2. — Parlevliet J. E. a. W. Cameron. (1958). Evidence of the inheritance of nucellar embryony in *Citrus*. Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci., 74 : 252—260. — Peter J. (1920—1926). Zur Entwicklungsgeschichte einiger Calycanthaceen. Beitr. Biol. Pflanzen, 14 : 59—86. — Pijl L. van Der. (1934). Über die Polyembryonie bei *Eugenia*. Recueil. trav. bot. Nederl., 31 : 113—187. — Popoff A. (1935). Über die Fortpflanzungsverhältnisse der Gattung *Potentilla*. Planta, 24 : 510—522. — Rangaswamy N. S. (1958). Culture of nucellar tissue of *Citrus* in vitro. Experientia, 14 : 111—112. — Rangaswamy N. S. (1961). Experimental studies on female reproductive structures of *Citrus microcarpa* Bunge. Phytomorphology, 11, 1—2 : 105—127. — Rangan T. S., T. Murashige W. P., Bitters. (1968). In vitro initiation of nucellar embryos in monoembryonic *Citrus*. J. Hortic. Sci., 3, 4 : 226—227. — Rao Subba A. M. (1940). Studies in the *Malphigiaceae*. I. Embryo sac development and embryogeny in the genera *Hiptage*, *Banisteria* and *Stigmatophyllum*. J. Indian Bot. Soc., 18 : 145—156. — Roy S. K. (1953). Embryology of *Eugenia jambos* L. Current Sci., 22, 8 : 249—250. — Roy S. K. (1960). Embryology of *Eugenia malaccensis* Lam. Current Sci., 25, 5 : 189—190. — Roy S. K. (1961). Embryology of *Eugenia fruticosa*. Proc. Nat. Acad. Sci. India, sec. B, 31, 1 : 80—87. — Roy S. K. (1962). Embryology of *Eugenia myrtifolia* Roxb. Sci. a. Culture, India, 28, 8 : 376—378. — Rutishauser A. (1967). Meiose apomiktischer Blütenpflanzen. Protoplasmatologia, VI, 3. — Sachar R. C., R. N. Chopra. (1957). A study of the endosperm and embryo in *Mangifera* L. Indian J. Agric. Sci., 27, 2 : 219—228. — Sahai R., S. K. Roy. (1962). Polyembryony in *Eugenia heyneana* Duthie. Sci. a. Culture, 28, 1 : 37—38. — Schlimbach H. (1924). Beiträge zur Kenntnis der Samenanlagen und Samen der *Amaryllidaceae* mit Berücksichtigung des Wassergehaltes der Samen. Flora oder Allgem. Bot. Zeit., 117 : 45. — Schnarf R. (1931). Vergleichende Embryologie der Angiospermen. — Schurhoff P. N. (1923). Zur Apogamie von *Calycanthus*. Flora, 116 : 73—84. — Schurhoff P. N. u. J. Jussen.

(1925). Nuzellarpolyembryonie bei *Spathiphyllum patinii* (Hogg.) N. E. Br. Ber. Dtsch. bot. Ges., 43 : 454—456. — Sehgal C. B. (1964). Artificial induction of polyembryony in *Foeniculum vulgare* Mill. Current Sci., India, 33, 12 : 373—375. — Seshagiriah K. N. (1932). Development of the female gametophyte and Embryo in *Spiranthes australis* (Lindley). Current Sci., 1, 4. — Seshagiriah K. N. (1941). Morphological studies in *Orchidaceae*. I. *Zeuxine sulcata* Lindley. J. Indian Bot. Soc., 20 : 357—365. — Sharda Desai. (1962). Polyembryony in *Xanthoxylum* Mill. Phytomorphology, 12, 2 : 184—190. — Singh B. P., M. J. Soule. (1963). Studies in polyembryony and seed germination of trifoliata orange (*Poncirus trifoliata*). Indian J. Hortic., 20, 1 : 21—29. — Sinoto Vosito. (1922). On the nuclear divisions and partial sterility in *Oenothera lamarckiana* Ser. Bot. Mag. Tokyo. Bot. Soc., 36 : 92—98. — Souèges R. (1935). Polyembryonie chez le *Potentilla reptans* L. Bull. Soc. bot. France, 82 : 381—384. — Sprecher M. A. (1919). Étude sur la semence et la germination du *Garcinia mangostana* L. Rev. gen. bot., 31 : 513—531, 611—634. — Stenar H. (1932). Studien über die Entwicklungsgeschichte von *Nothoscordum fragrans* Kunth and *N. striatum* Kunth. Svensk bot. tidskr., 26 : 25—44. — Strasburger E. (1878). Über Polyembryonie. Naturwiseenschaften, XII, N. F. Y., 4. — Suessenguth K. (1923). Über die Pseudogamie bei *Zygopetalum mackayi* Hook. Ber. Deutsch. bot. ges., 41, 1 : 16—23. — Swamy B. G. L. (1946). The embryology of *Zeuxine sulcata* Lindley. New Phytologist, 45 : 132—136. — Swamy B. G. L. (1947). On the postfertilization development of *Trillium undulatum*. Cellule, 52 : 7—14. Swamy B. G. L. (1948). Agamospermy in *Spiranthes cernua* (*Orchidaceae*). Lloydia, 11, 3. — Swamy B. G. L. (1949). Embryological studies in the *Orchidaceae*. Amer. Midland Naturalist, 41 : 202—232. — Symon D. E. (1956). Polyembryony in *Cassia*. Nature G. B., 177, № 4500. — Tiagi V. B. (1956). Polyembryony in *Mammilaria tenuis* DC. Bull. Bot. Soc. Univ. Sagar., 8 : 25—27. — Tiwary N. K. (1925). A preliminary note on the structure of the Embryosac and the origin of embryos in *Eugenia jambolana*. Bot. Sec. Ind. Sci. Congr. Benares. — Tiwary N. K. (1926). On the accurance of polyembryony in the genus *Eugenia*. J. Indian Bot. Soc., 5 : 124—136. — Torres J. P. (1936). Polyembryony in *Citrus* and study of hibrid seedlings. Philippine J. Agric., 7 : 37—58. — Toxopeus H. J. (1930). De polyembryonie von *Citrus* en haar bettekenis wor de cultur. Landbouwk. Tijdschr., 6 : 391—405. — Traub H. P. (1936). Artificial control of nucellar embryony in *Citrus*. Science, 83 : 165—166. — Tretjakow S. (1895). Die Beteiligung der Antipoden in Fallen der Polyembryony bei *Allium odorum*. Ber. Deutsch. bot. ges., 13 : 13—17. — Treviranus L. C. (1839). Hat *Pinguicula vulgaris* zwei Kotyledonen. Flora, 22 : 289. — Ventura M. (1934). Sulla poliembrionia di *Mallotus japonicus* Muell. Arg. Ann. Bot. Ital., 20 : 568—578. — Vos M. P. (1950). Seed development in *Cyanella capensis* L. a case of polyembryony. S.-African. J. Sci., 46 : 220—226. — Webber J. M. (1940). Polyembryony. Bot. Rev. Lancaster, 6, 11 : 575—598. — Webber H. J. a. L. D. Batchelor. (1943). The Citrus industry. Univ. California Press. Berkeley and Los Angeles. — Wiger J. (1930). Ein neuer Fall von autonomer Nuzellarpolyembryonie. Bot. Notiser (Lund.) : 368—370. — Woodworth R. H. (1929). Parthenogenesis and polyembryony in *Alnus rugosa* (Duroi) Spreng. Science, 70 : 192—193. — Woodworth R. H., H. Robert. (1930). Cytological studies in the *Betulaceae*. Bot. Gaz., XXXIX : 108—115.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 13 I 1972).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК (019.941)581.543 (052.55)(47)

Сезонная жизнь природы Русской равнины. Дневники природы за 1962—1966 гг. (под ред. М. А. Родионова). Изд. «Наука», Ленинградское отделение, Л., 1970 : 1—316, 1400 экз. Ц. 2 р. 97 к.

V. V. SENTEMOV. REVIEW OF THE BOOK: M. A. RODIONOV (EDITOR). SEASONAL LIFE OF NATURE OF RUSSIAN PLAIN. DIARIES OF NATURE THROUGH 1962—1966. 1970

С 1965 г. Географическое общество СССР публикует фенологические материалы по европейской части СССР, собранные добровольными корреспондентами фенологического сектора Общества. В рецензируемый сборник включены материалы наблюдений по сезонному развитию природы, проведенных в течение пяти лет (1962—1966 гг.) в 286 пунктах европейской части территории СССР. Многие сезонные явления, сведения о которых вошли в сборник, могут служить фенологическими сигналами для начала различных работ в лесном и сельском хозяйстве. Так, первое пыление ольхи и орешника (лещины) на Русской равнине является сигналом для начала посадки деревьев; зеленение березы указывает на желательность начала посевных работ; зацветание черемухи происходит в момент, благоприятствующий началу сева кукурузы и т. д.

Для сравнения приведенных в сборнике материалов по сезонному развитию природы в 1962—1966 гг. с предшествующими многолетними датами в сборнике приводятся картосхемы средних многолетних сроков начала прилета скворцов и кряковых уток, начала пыления серой ольхи и орешника, зеленения березы, цветения рябины обыкновенной и липы мелколистной, массового пожелтения листвы березы. Средние многолетние сроки вычислены за период с 1939 по 1966 год.

Рецензируемый сборник охватывает значительно более широкую территорию фенологических наблюдений по сравнению с предыдущими. В первом сборнике («Календарь природы Северо-Запада СССР», Л., 1965 г.) приведены материалы, относящиеся к 34 пунктам, в третьем («Сезонная жизнь природы Русской равнины», Л., 1969 г.) — к 66 пунктам, а в рассматриваемом четвертом сборнике пунктов наблюдений почти в 3 раза больше.

Не останавливаясь на положительных особенностях нового сборника, отметим лишь некоторые его недостатки. Известно, что наиболее ценными в фенологическом отношении являются наблюдения, проводимые в течение большого ряда лет; чем длительнее наблюдения, тем они ценнее. В новом сборнике хотелось бы видеть данные наблюдений за сезонным развитием природы и прежде всего для тех пунктов, материалы по которым были помещены в первых выпусках. Однако сопоставив сборники, мы видим, что большое число пунктов, имеющих многолетние наблюдения за сезонным развитием природы (с 1939 по 1960 г.), не включено в новый сборник. По Архангельской области из пяти пунктов, помещенных в первом сборнике, в четвертый включены только два; по Карельской АССР из семи пунктов включен только один; по Ленинградской области из семи пунктов только два; по Башкирской АССР из двух пунктов, помещенных в третьем сборнике, не включено в четвертый сборник ни одного пункта. В четвертом сборнике нет ни одного из пунктов наблюдений, помещенных в третьем выпуске для Волгоградской, Курской, Кировской областей, Удмуртской и Татарской АССР. Список примеров можно было бы продолжить.

Часть материалов по сезонному развитию природы за рассматриваемый период хранится в областных, краевых, республиканских фенологических комиссиях. Многие из этих материалов также не включены в четвертый сборник.

При издании нового сборника по сезонному развитию природы европейской части СССР следует учесть сделанные замечания, чтобы публикуемые сборники могли лучше охарактеризовать сезонное развитие природы на рассматриваемой территории.

ЛИТЕРАТУРА

Календари природы Северо-Запада СССР. 1939—1960 гг. (1965). — Сезонная жизнь Русской равнины. Календари природы Центра и Юга европейской части СССР. 1939—1960 гг. (1969). — Фенологический ежегодник за 1961 г. Европейская территория СССР. (1965).

В. В. Сентемов.

Ижевский
сельскохозяйственный институт.

(Получено 28 VII 1971).

УДК (219.941)581.524.443 : 634.948 (513.21)

Н. Е. Кабанов. Тропическая лесная растительность провинции Юньнань (КНР). Изд. «Наука», М., 1971 : 1—183. Ц. 1 р. 23 к.

E. G. BOBROV. REVIEW OF THE BOOK: N. E. KABANOV. TROPICAL FOREST VEGETATION OF THE YUNGNANG PROVINCE (CHINA). 1971

В отечественной литературе очень мало работ, содержащих описание тропической растительности, почему нельзя не обратить внимания на книгу Н. Е. Кабанова. Она посвящена характеристике лесной растительности названной провинции Южного Китая и, в соответствии с интересами автора, более всего — лесотипологии. Книга эта имеет, однако, немалое значение и как общее ботаникогеографическое исследование, так как содержит довольно полную и яркую характеристику растительного покрова этой части Юго-Восточной Азии — обширного Юньнанского нагорья, расположенного восточнее Тибета. Исследование Н. Е. Кабанова есть результат относительно кратковременных экскурсий в Юньнань сотрудников Лаборатории лесоведения Академии наук СССР в конце 50-х годов.

Автор поставил перед собой следующие задачи: 1) дать типологическую характеристику тропических лесов; 2) выяснить, являются ли сосновые леса в поясе высокогорий производным или основным типом растительности; 3) охарактеризовать так называемые моховые леса и 4) дать краткую характеристику бамбуковых лесов и саванн, а также производных типов растительности.

После небольших вводных глав («Природные условия южной части провинции Юньнань» и «Провинция Юньнань в ботаникогеографическом отношении»), глав, которые по недостатку фактических данных и литературных источников, очень коротки, автор переходит к оригинальному описательному материалу, составляющему две главы, собственно два раздела книги: один содержит характеристику основных типов тропических лесов, другой — их производных типов.

Во вводных замечаниях первого раздела «Тропические и субтропические вечнозеленые лиственные леса» утверждается, что современные исследователи пришли к выводу, что в Юньнани наряду с субтропическими муссонными лесами распространены несколько обедненные влажнотропические леса. Автор коротко характеризует далее лесорастительные условия тропической зоны и помещает схему вертикальной поясности растительности тропических стран Юго-Восточной Азии.

Влажнотропические вечнозеленые леса автор делит на две группы: 1) леса склонов гор и равнин и 2) леса долинные, «ущельные» и галерейные. Из первых он описывает восемь типов, каждый из них коротко охарактеризован. Описания содержат перечень видов древостоя, подлеска, травяного покрова, эпифитов и лиан. Описания эти отнюдь не обобщенные, а относящиеся к определенным точно указанным участкам. Для второй группы дана краткая характеристика лесов долинного, «ущельного» и галерейного типов. Фотоснимки нескольких из них, как и последующих типов, дают хорошее о них представление.

Субтропические вечнозеленые леса представлены девятью типами, также коротко описанными. Положение их показано на схеме, где они расположены на высотах от 1100 до 2500 м над ур. м.

Сосновые леса привлекли наибольшее внимание автора, может быть из-за того, что китайские исследователи рассматривали их как вторичные, пришедшие на смену вечнозеленым лиственным тропическим и субтропическим лесам. Автор настаивает на том, что сосновые леса и в Юньнани и в Китае вообще являются в определенном поясе основным, а не вторичным элементом растительного покрова. На основе своих наблюдений автор устанавливает шесть типов этих лесов, описа-

ние которых дает по той же схеме, и указывает их размещение по поясам на схеме горного профиля. Еще шесть типов сосновых лесов автор характеризует на основании китайских исследований.

Небольшая глава посвящена описанию лесной растительности на карсте. Оказывается, карстовые явления широко развиты в Китае, а в Юньнани и прилежащей провинции Гуйчжоу лежит крупнейшая карстовая область мира, по площади превосходящая Францию. Растительность карста носит ксерофитный облик и представлена в основных типах редкостойными сосновыми и лиственно-хвойными, также редкостойными, лесами.

В качестве самостоятельной формации тропической растительности горных районов автор описывает два типа моховых субтропических лесов, развивающихся в среднегорном поясе в результате постоянного присутствия здесь облаков и туманов. Они особенно богаты папоротникообразными и эпифитами, в их подлеске характерно участие бамбуков; хвойные в них полностью отсутствуют.

Во втором разделе основной части книги рассматриваются производные типы тропической лесной растительности. Автор сводит их в крупные формации: саванны, бамбуковые леса и заросли, высокотравные заросли злаков, папоротника орляка, сложноцветных и бананов.

Саванны он разделяет на две группы — саванны кустарниковые и саванновые леса. Для первых он описывает два типа, а для саванновых лесов тоже два типа фисташкового леса.

Во многих местах изучаемой территории автор отметил тот факт, что саванны возникают как вторичные формации на месте сведенного тропического леса. Вместе с тем он не соглашается с мнением китайских исследователей, утверждающих, что и бамбуковые заросли следует относить к растительности саванн. Особенно подчеркнуто им то, что хвойные в сложении саванн не участвуют.

Более подробно в книге описаны бамбуковые леса и заросли. Они распространены в Юньнани повсеместно. Самостоятельные типы леса образуют лишь три вида бамбуков, относящихся к трем разным родам этой группы злаков. В тексте дано описание трех типов бамбуковых зарослей, являющихся монодоминантными. Автор особо подчеркивает тот факт, что он считает нужным отнести бамбуковые заросли к лесам по их фитоценотической и экологической роли и морфологической структуре.

Особо охарактеризованы далее заросли высокотравных растений. Сюда относятся четыре типа злаковников, сложенных четырьмя разными видами из разных родов злаков. Эту группу типов автор считает нужным отнести к особому типу растительности — злаковому высокотравью тропиков. К высокотравным же зарослям отнесены им два типа зарослей рудерального посконника *Eupatorium odoratum* и заросли папоротника орляка *Pteridium aquilinum*. Эти заросли являются длительно устойчивыми и, по мнению автора, необратимыми группировками. Последнее, может быть, определяется тем, что их постоянно эксплуатирует человек и тем самым их поддерживает.

Далее коротко охарактеризованы заросли банана; они рассматриваются как производные, временные, возникшие на месте сведенных влажнотропических лесов.

Коротенькой главой о рациональном использовании тропических лесов и о формах хозяйства в них заканчивается эта небольшая, но интересная книга. Перечень литературных источников невелик, в нем всего 101 название, из которых 61 русское и 40 иностранных.

Очень уместен в этой книге, рассматривающей экзотическую флору, алфавитный перечень видов, хорошо и то, что для каждого вида указано название семейства, к которому он относится. Можно, однако, упрекнуть составителя за то, что не для всех видов в этом перечне указаны их авторы. Еще большего упрека автор книги заслуживает за ошибки, допущенные им в написании геоботанических названий характеризуемых им типов растительности. Укажем для примера на стр. 54, где дано описание участка, растительность которого названа Cyclobalanopsieto—Castanopsietum pterisosum. Эти сложные имена должны быть произведены от родительного падежа соответственных слов, почему следовало бы написать Cyclobalanopsideto—Castanopsidetum pteridosum. Аналогичные ошибки бросаются в глаза и еще в нескольких местах книги.

Автор рецензируемой книги вполне понимает некоторую дискуссионность его отдельных заключений, как и отнесение того или иного описываемого им участка к той или другой из установленных им групп. Несомненно, однако, то, что автор, совершив несколько кратковременных поездок по Юньнани, успел многое там увидеть, многое понял и описал. Он заслуживает благодарности читателей за то, что поделился с ними виденным. Книга Н. Е. Кабанова очень интересна, она содержит богатый и нужный материал по ботанической географии Юго-Восточной Азии.

Е. Г. Бобров.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 20 XII 1971).

БОТАНИЧЕСКИЕ ПУТЕШЕСТВИЯ

УДК (079.3) 58 (474.2)

XI ЭКСКУРСИЯ ПРИБАЛТИЙСКИХ БОТАНИКОВ 1—9 VII 1971

С 1 рисунком

A. M. SEMENOVA-TJAN-SHANSKAYA.
XI EXCURSION OF BOTANISTS OF PRIBALTIC (1—9 VII 1971)

С 1 по 9 июля 1971 г. в Эстонии на о. Хиума проводилась XI экскурсия-конференция прибалтийских ботаников. Такие экскурсии стали уже давно традицией в республиках Советской Прибалтики. Раз в два года ботаники одной из республик организуют экскурсию-конференцию по обсуждению ряда вопросов непосредственно в природе и знакомят своих коллег и гостей с наиболее интересными ландшафтами, флорой и растительностью своей родины. Эти совместные обсуждения, доклады, маршруты и экскурсии являются весьма плодотворными и дают очень много для познания растительности того или иного района, для решения ряда вопросов, для знакомства с методикой непосредственно в поле и особенно для дружеского и товарищеского контакта между исследователями разных направлений. Кроме того, хозяева и гости выступают с теоретическими докладами по определенной проблеме, включенными в повестку дня конференции-экскурсии. Доклады заслушиваются в природе на заранее намеченных объектах. Это способствует более глубокому восприятию их и развертыванию дискуссий.

Основной задачей XI экскурсии явилось ознакомление с растительным покровом и его охраной на островах и побережьях Балтийского моря. Непосредственным объектом для проведения экскурсии был выбран о. Хиума, второй по величине остров Эстонии. Ландшафты и растительный покров этого острова сформировались в послеледниковый отрезок истории Балтийского моря. Благодаря изолированности островов (Хиума, Сарема, Муху и др.) в их растительном покрове имеется много реликтовых растений, сохранившихся здесь в своеобразных условиях существования. Большинство из них связано с климатическими изменениями послеледниковой истории Прибалтики. Маленькие островки — «лайды», окружающие большие острова, отличаются различной степенью ассоциированности растительного покрова, история формирования которого хорошо прослеживается в зависимости от возраста островков. Число и площадь их увеличиваются постепенно, под влиянием тектонических поднятий, в историческое время особенно заметных в северо-западной части Эстонии.

Изучение закономерностей формирования флоры и растительных сообществ этих островков и больших островов показывает основные этапы динамики растительного покрова. Одним из самых влиятельных факторов, изменяющих природные условия и растительный покров, особенно в последние годы, является антропогенный фактор. Человеком на о. Хиума осушены и освоены заболоченные луга и болота центральной части острова; распаханы и превращены в пашни богатые видами растений лесо-луга южной части острова; подвергались вырубке и изменению его леса. Деятельностью человека затронута в той или иной степени и прибрежная растительность острова, и окружающих его лайдов. Многие моменты антропогенных сукцессий вызывают тревогу у эстонских ботаников. Поэтому обсуждение этих вопросов и явилось целью экскурсии-конференции.

Экскурсия была организована эстонским Ботаническим обществом и ботаниками разных учреждений во главе с Институтом зоологии и ботаники АН Эстонской ССР. В экскурсии участвовало 75 человек из 24 научных учреждений: Эстонии, Латвии, Литвы, Москвы и Ленинграда. В открытии конференции-экскурсии в городе Кярдла принимали участие первый секретарь Хийумааского райкома КП тов. Хийс и зам. председателя райисполкома тов. Мяининг.

Основная работа конференции-экскурсии продолжалась 7 дней. За этот срок были проделаны автобусные маршруты по всему острову, заслушано 18 докладов,

около 45 сообщений и организована поездка на рыбачьих катерах на островки (лайды), окружающие о. Хиума.

Доклады эстонских коллег были посвящены природе о. Хиума, его флоре и растительности, а также истории острова. Во время поездок каждый руководитель-куратор очередной темы и маршрута рассказывал о посещаемых объектах и давал краткую характеристику района (см. карту-схему).[1]

В день открытия конференции в г. Кярдла директор Хийумааского лесхоза У. Мелл рассказал о состоянии лесного хозяйства острова, а затем, во время экскурсии по северо-восточной части острова, ознакомил участников с основными типами лесов и показал участки леса, пострадавшие от урагана в 1967 г., на которых уцелели небольшие деревца тисса.

Л. Р. Лаасимер (Институт зоологии и ботаники АН ЭССР) в своем докладе «Об изменении природных растительных сообществ острова Хиума» обратила основное внимание на сукцессии растительного покрова под влиянием климатических и антропогенных факторов, подчеркнув значительное усиление антропогенного фактора в последние годы.

Х. А. Реббассоо (тот же институт) сделала очень интересный доклад о формировании растительного покрова островов и морских побережий самого о. Хиума и окружающих его лайдов. Доклад состоялся на второй день работы конференции, во время увлекательной экскурсии на островки Сарнакилайд, Ханикатселайд и Кыргелайд, расположенные к юго-востоку от острова (см. карту-схему).

В. В. Мазинг и Х. Кессель (Тартуский унив. — ТГУ) ознакомили участников экскурсии с ландшафтом и историей верхового болота Пихла, расположенного в центральной части острова, частично уже осушенного и превращенного во фрезерное поле. Затем были осмотрены черноольховые болота, окружающие Тихуское озеро, недалеко от болота Пихла, где В. В. Мазинг сделал интересный доклад «Об охране природы болот в Эстонии». В своем сообщении он коснулся современных задач мелиорации и охраны болот, рассказал о работах и совещаниях по этим проблемам, проводимых в Эстонии; коснулся значения болот как хранилища органического вещества и регуляторов влаги, рассказал об абсорбирующих свойствах торфа по отношению к вредным веществам и т. д. В настоящее время в Эстонии уже составлен список болот, не подлежащих мелиорации, поднят вопрос о рентабельности работ по сплошной осушке лесов, так как получены новые данные, значительно отличающиеся от тех прогнозов, которые давались лесоводами 10 лет тому назад. Проводятся исследования и работы по охране, введении в культуру и разведению в промышленных целях клюквы *Oxycoccus quadripetalus*.

Специальный доклад об охране природы на о. Хиума сделала инспектор по охране природы М. Еэзеря, рассказавшая, как эта работа осуществляется постоянной комиссией при Исполнительном комитете Хийумааского района.

Всего на о. Хиума и окружающих его островах охраняется 90 объектов, причем 16 из них имеют республиканское значение. Под охрану взяты 9 парков и 5 аллей (из которых «Сууремыйза парк», площадью 30 га, заложенный в XVIII в., имеет республиканское значение), 5 березовых рощ, 26 вековых деревьев, эрратические валуны, разбросанные в 27 местах, главным образом в северо-восточной части острова, 6 геологических памятников (уступы, карстовые воронки, природные артезианские колодцы в г. Кярдла и др.).

Из растений, охраняемых законом, в Эстонии, в Хийумааском районе произрастают: тисс *Taxus baccata*, плющ *Hedera helix*, яблоня *Malus silvestris*. Из травянистых видов — *Radiola linoides*, *Eryngium maritimum*, *Lathyrus maritimus*, *Berula erecta, Schoenus nigricans, Cephalanthera rubra, Nymphaea alba, Daphne mezereum*, *Cypripedium calceolus*. Особенно тревожит сейчас эстонских ботаников проблема охраны тисса. Он редко встречается на острове, так же как и плющ, плохо переносит суровые морозные зимы; кроме того, очень пострадал, как отмечал директор лесхоза У. Мелл, от урагана, пронесшегося над островом в 1967 г.

Из охраняемых государством животных на острове встречаются лоси, косули, кабаны, завезенный в 1970 г. европейский олень (30 голов) и ряд птиц. Кроме того, в Хийумааском районе имеются 3 заказника местного значения и 1 республиканский заказник — «Кяйна лахт». Он находится в юго-восточной части острова в мелководном Кяйнасском заливе и по его побережью, окаймленному зарослями тростника. Этот заказник создан для охраны и обеспечения благоприятных условий гнездования редких видов птиц (шилоклюв, лебедь-шептун и другие) и как место отдыха для перелетных птиц.

Кроме этих докладов в продолжение всей конференции-экскурсии небольшие доклады и сообщения делали во время маршрутов геоморфолог-ландшафтовед Урве Сепп (Ботанический сад АН ЭССР, Таллин) и историк Лео Тийк (ТГУ). Сообщения Урве Сепп касались геологии, геоморфологии и палеогеографии Хиума, истории формирования его рельефа, флоры и растительности (по данным пыльцевых анализов), почвообразования на молодых островах (лайдах), окружающих Хиума, сообщалось также о геологических и ландшафтных памятниках и местных

---

[1] Схема взята из «Путеводителя XI ботанической экскурсии в Советской Прибалтике по о. Хиума», изданной Институтом зоологии и ботаники Академии наук Эстонской ССР и кафедрой систематики растений и геоботаники Тартуского гос. университета. Тарту, 1971а. Цена 30 коп. Тираж 300 экз.

п-ов Тахкуна
Лехтма
Кодесте
Кярдла
Кукка
Суурсадам
Ристимяги
Вискоза
п-ов Кыргессааре
Пихла
Курису
Лаука
Алату
Тубала
Партси
Паопе
Ристна
Мягипеа
Калана
Кыпу
Луидья
п-ов Кыпу
Оя
Юленди
Пихла
Мяэвли
Ныымба
Вохилайд
Хюти
Ундама
Ынгу
оз. Тиху
Суурремыйза
Хельтермаа
Путкасте
Валипе
Ваемла
п-ов Сарве
Ынгу
р. Лугузе
Саленнымми
Залив Кяйна
Кассари
Хейнлайд
Саарнакилайд
Орьяку
Нурсте
Курисоо
Ханикатселайд
Вареселайд
ю. Кассари
Кыверлайд
Ванамыйза
Валгу
Кыргелайд
Ахелайд
оз. Прасси
Эммасте
1
2
3
4
5

Схема охраняемых объектов о. Хиума и маршрута XI ботанической экскурсии.

1 — заказники; *2* — охраняемые природные объекты; *3* — культурно-исторические объекты; *4* — болота; *5* — маршрут экскурсии.

достопримечательностях. Все эти сообщения, несмотря на их краткость, отличались очень глубоким и интересным содержанием.

Л. Тийк — специалист по истории и экономическим связям и географии Эстонии, России и других Прибалтийских государств — сделал интересный доклад об истории о. Хиума. Кроме того, во время поездок он подробно рассказывал обо всех исторических местах и памятниках. Увлекательно и живо поведал он об истории сооружения маяка Кыпу в 1507 г. и провел экскурсии по усадьбам и паркам Суурмыйза и Кыргесааре.

Во время поездок участники экскурсии ознакомились: 1) с ботаническими объектами острова, посетили разные типы лесов — сосняки, ельники, черноольшатники, альварные березняки, остатки широколиственного леса на острове Ханикатсе; видели приморские луга, солончаковые комплексы, прибрежную растительность на разных стадиях ее становления, разнообразные лесо-луга, заросли и рощи древовидных можжевельников, местонахождения редких и охраняемых видов растений, вековые деревья и пр.; 2) побывали в разнообразных урочищах и ландшафтах — высокие дюны и уступы, карстовые воронки, долинные и береговые ландшафты, валунные поля и галечники, разнообразные морские песчаные побережья на п-ове Кыпу, посетили сложенную галечником косу Орьяку, далеко вдающуюся в море, по которой, как рассказывает легенда, великаны, обитавшие на о. Хиума, прокладывали дорогу на о. Сарема; 3) осмотрели исторические и культурные памятники — краеведческий музей, дом-музей писательницы А. Каллас, дворец в усадьбе Суурмыйзе, места, связанные со старинными легендами («Гора крестов»). Побывали в зверосовхозе, на месте добычи фурцеллярии в Орьяку и т. д.

Помимо предложенной устроителями экскурсии программы очень интересные доклады и сообщения были сделаны участниками конференции из других республик.

Так, литовцы выступили с целой серией докладов, посвященных изучению и охране прибрежной растительности Литвы и Калининградской области.

К. Бялявичус (Гос. комитет по охране природы при Совете Министров ЛитССР) сообщил «Об охране прибрежной растительности республики» на примере изучения растительности Куршской косы, ландшафты которой находятся под угрозой все возрастающего антропогенного воздействия. Доклад сопровождался показом диапозитивов и вызвал оживленные прения.

Р. Будрюнас и К. Эрингис (Институт ботаники АН Лит. ССР) остановились в своем выступлении на специфике охраны дюнного ландшафта Литвы в связи с влиянием рекреации, т. е. воздействия масс отдыхающих жителей больших городов, выезжающих в выходные дни «на лоно природы».

М. П. Наткевичайте-Иванаускене и Р. С. Баджюлене (Вильнюский гос. университет) рассказали о зональных границах растительности на территории Куршской косы, которые необходимо учитывать при проведении мероприятий по охране природы.

Д. Апаля и Э. Пурвинас (Институт ботаники АН Лит. ССР) сообщили о фитоценозах с гигрофильными мхами и явлениях замещаемости экологических факторов на склонах дюн.

Р. Янкявичене, Ж. Лаздаус и Я. Страздайте (тот же институт) поделились своими наблюдениями над некоторыми растениями приморских дюн.

Е. П. Шимкунайте (Главное аптечное управление Лит. ССР) сделала доклад на тему «Некоторые вопросы использования полезных растений в связи с изменением структуры народного хозяйства», обратив особое внимание не только на необходимость строгой регламентации сбора лекарственных растений и их охрану, но и на организацию новых форм сбора растений в связи с нехваткой рабочих рук и сплошной механизацией сельского и лесного хозяйства.

От имени латвийских ботаников выступили: Л. Табака (Институт биологии АН Латв. ССР) с докладом о геоботаническом микрорайонировании Приморской низменности Латвийской ССР; Айя Меллума (НИИ Лесохозяйственных проблем Латв. ССР), рассказавшая о режиме охраны природы побережья Рижского залива и последствиях разрушительной деятельности ураганов в 1968 и 1970 гг. В обоих докладах четко была показана необходимость особо бережного подхода со стороны строителей и Курортного управления к эксплуатации и использованию прибрежной растительности и ландшафтов латвийского побережья и особенно побережья Рижского залива, являющегося всесоюзной здравницей.

А. П. Расиньш (Институт защиты растений, Латв. ССР) рассказал об изучении флоры морских побережий Латвии, обратив особое внимание на применение и усовершенствование точечного метода учета встречаемости видов, широко применяемого его сотрудниками, и на дальнейшую математическую обработку собранного материала. В специальном сообщении он продемонстрировал серию цветных диапозитивов, посвященную предыдущей X экскурсии прибалтийских ботаников в 1969 г. в Литве.

От имени Ленинградских ботаников с сообщением о проблеме балтийского эндемизма выступил Н. А. Миняев (Ленинградский государственный университет). В его докладе был поставлен ряд очень интересных проблем по изучению эндемичных растений Прибалтики в широком смысле (включая территорию Швеции, Финляндии и северной части германской низменности), и более узкие вопросы по специфике территории советских прибалтийских республик и Ленинградской области. Это сообщение вызвало много вопросов и высказываний.

Таким образом, участники конференции-экскурсии обсудили основные проблемы, связанные с изучением растительности не только морских побережий Советской Прибалтики, но затронули и более широкие вопросы.

Дополнительно Ф. Х. Бахтеев (Главный ботанический сад АН СССР, Москва) рассказал о своей поездке в 1970 г. в США на Международный симпозиум по проблеме ячменя и показал серию своих цветных фотоснимков.

На прощальном дружеском вечере 8 VII было решено провести следующую XII конференцию-экскурсию в 1973. г на территории Латвии. Этот вечер, организованный в лесничестве Канапаекси на берегу небольшого живописного озера, явился завершением 8-дневных маршрутов по лесам и побережьям о. Хиума, во время которых участники экскурсии узнали очень много нового о растительности, природе и истории острова, познакомились с его жителями и хозяйством, любовались его природой. Все участники искренне и очень тепло благодарили гостеприимных хозяев и организаторов этой экскурсии в лице председателя оргкомитета Л. Р. Лаасимер и первого секретаря Хийумааского райокома КП Рихарда Хийс.

А. М. Семенова-Тян-Шанская.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 29 X 1971).

August, 1972

BOTANICAL JOURNAL

PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U. S. S. R.

Contents

С О Д Е Р Ж А Н И Е

Адрес Редакции Ботанического журнала:
199164. Ленинград, Менделеевская лин., д. 1
Ленинградское отделение издательства «Наука»

Зав. редакцией *М. П. Тулина* Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *В. В. Аствацатурова, К. И. Видре* и *В. А. Пузиков*

Сдано в набор 12/V 1972 г. Подписано к печати 1/VIII 1972 г. Формат бумаги 70×108$^1/_{16}$. Печ. л. 10$^1/_2$+4 вкл.($^1/_2$ печ. л.)=15.40 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 17.66. Тип. зак. 1099. М-10113. Тираж 2516.

1-я тип. издательства «Наука». 199034, Ленинград, 9 линия, д. 12

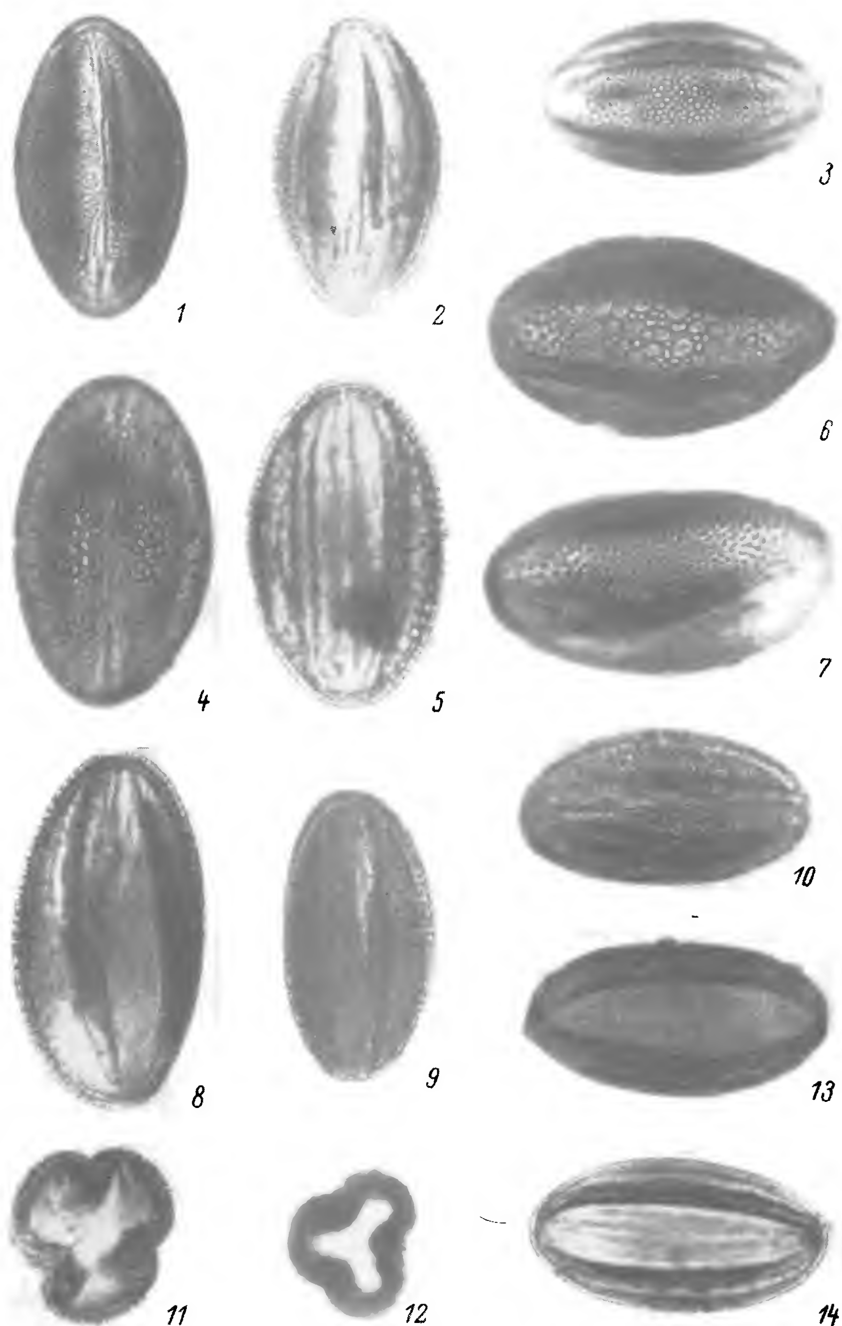


Таблица I

1—3 — *Leontice leontopetalum*, Meyers et Dinsmore, 6842; *4—6* — *L. ewersmannii*, *4—5* — Димо и др., 955, *6* — Фетисов, *7—8* — *L. incerta*, 4 4 1886, Krassnow; *9—10* — *L. armeniaca*, Archibald, 1097; *11* — *L. leontopetalum*, Börnmuller, 3227; *12* — *Gymnospermium albertii*, Городецкий, 14; *13—14* — *G. odessanum*, Коломиец.

Все микрофотографии сделаны на микроскопе МБИ-6 при увеличении в 1000 раз.

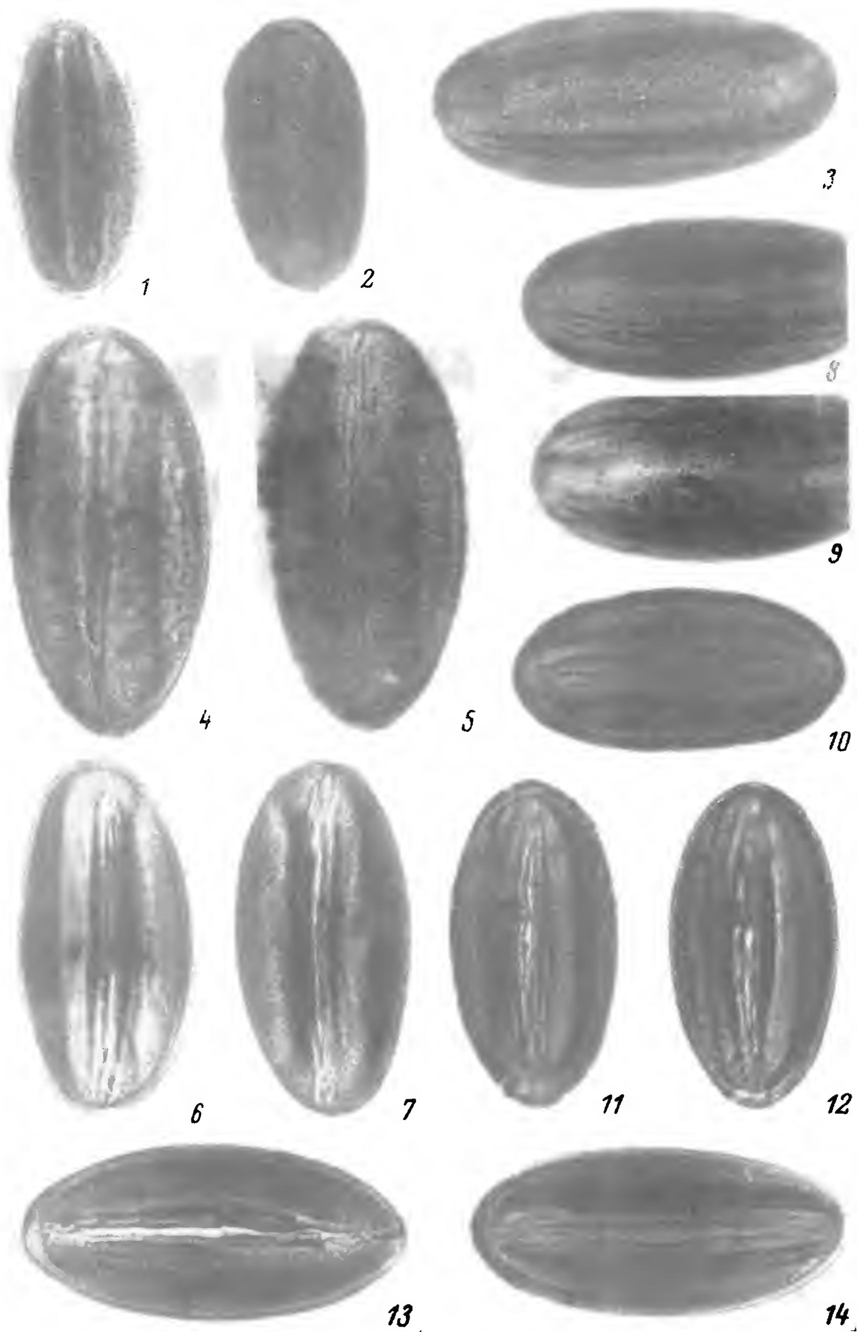


Таблица II

1—2 — *Gymnospermium microrrhynchum*, Webster 98; *3—5* — *G. smirnovii*, Mlokossjewicz, 84; *6, 7, 9* — *G. albertii*, Запрягаев, 90; *8, 13, 14* — *G. darwasicum*, A. Regel; *10—12* — *G. altaicum*, Попов.

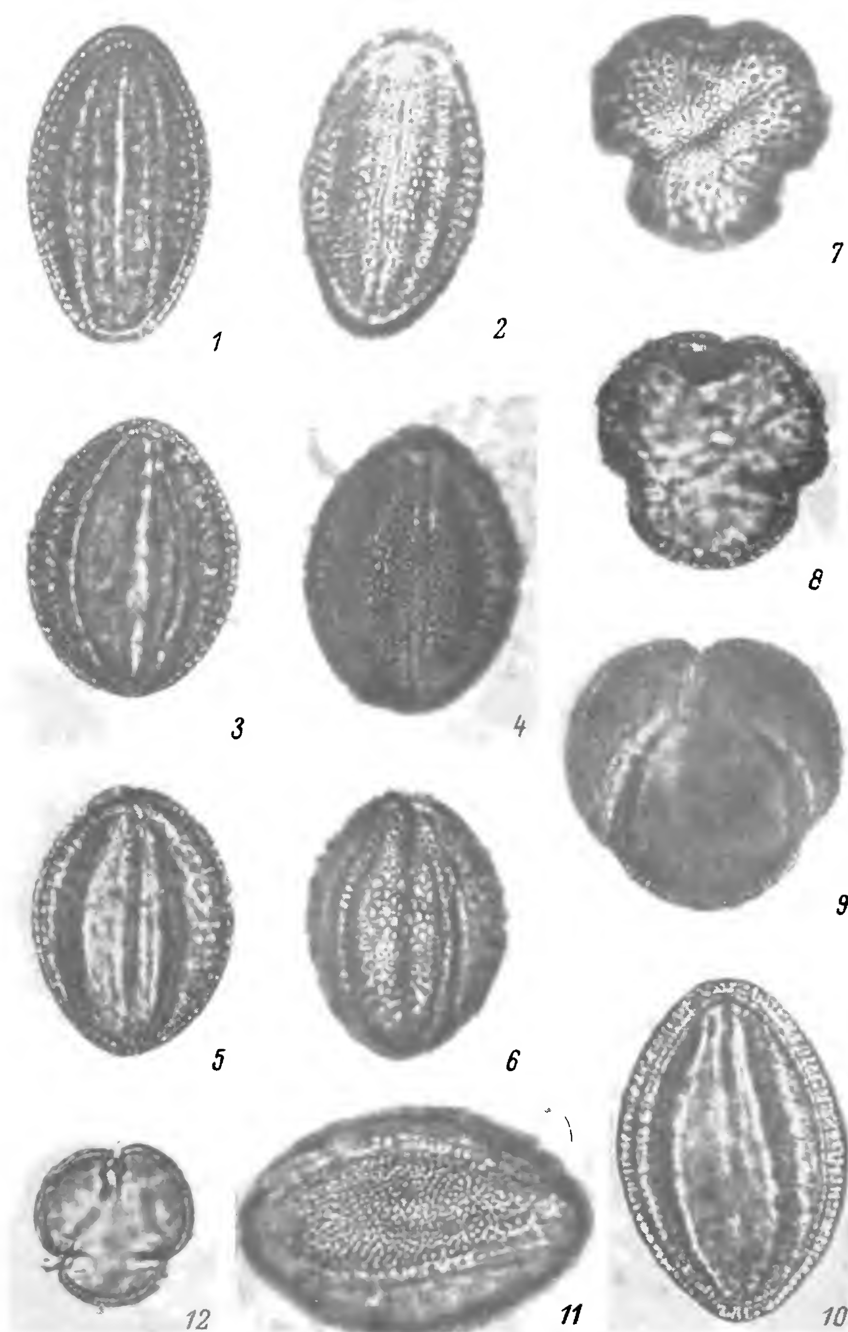


Таблица III

1—4 — *Caulophyllum thalictroides* Michx., Minnesota, 4 5 1949, R. M. Leonard (LE); *5—8* — *C. robustum* Maxim., Amur, 17 5 1855, Maximowicz (LE); *9—11* — *Bongardia rauwolfii* C. A. Mey., Lebanon, T. D. Maitland, 185 (LE); *12* — *Jeffersonia binata* Bart., Michigan, Pl. Gayanae, 5997. (LE).

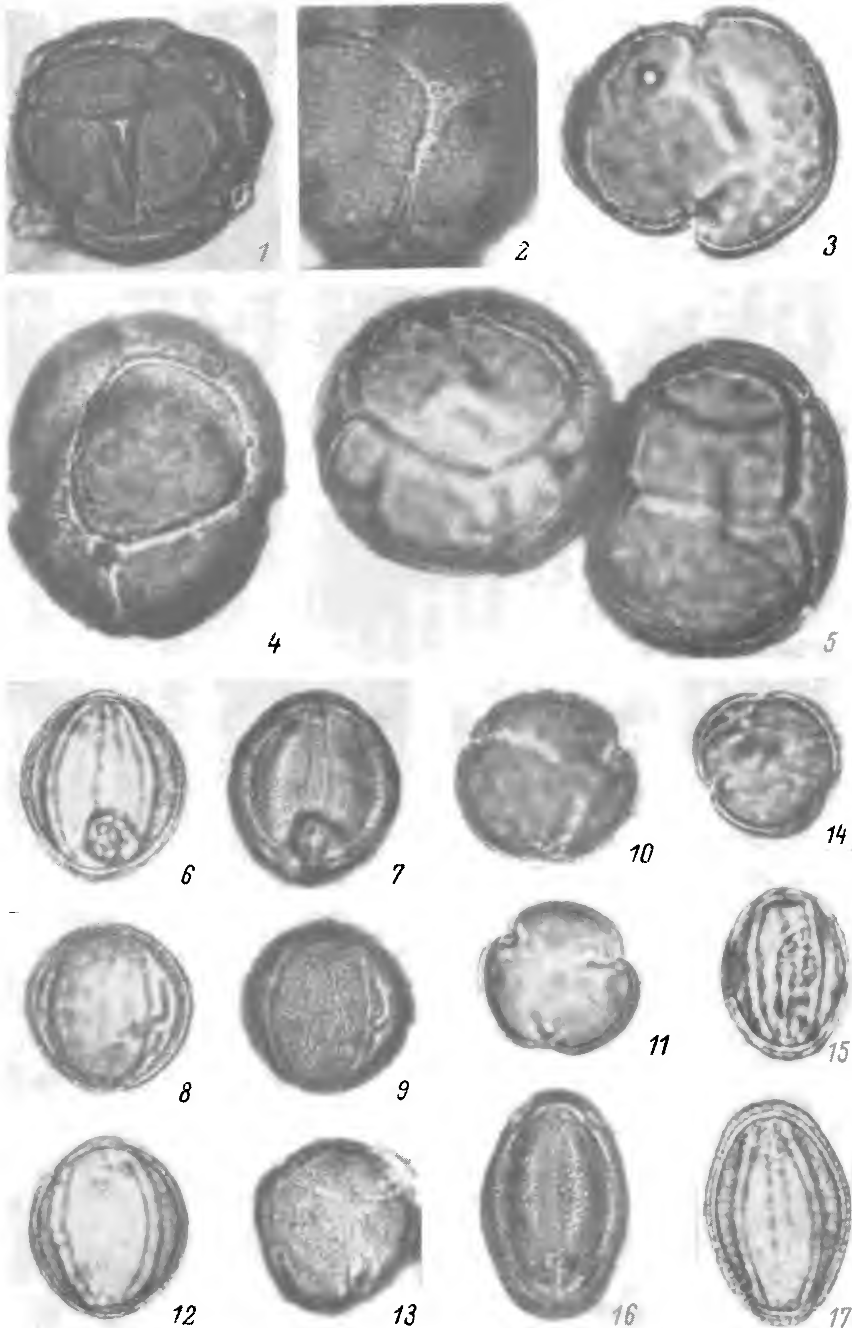


Таблица IV

1—5 — *Mahonia aquifolium* Nutt., Сочи, 23 4 1963, Д. Б. Архангельский (живой материал); *6—7* — *Jeffersonia binata* Bart., Michigan, Pl. Gayanae, 5997 (LE); *8—10* — *J. dubia* Benth. et Hook. f. ex Baker et Moore, Супутинский заповедник, 6 5 1970, Т. А. Безделева (живой материал); *11—13* — *Epimedium alpinum* L., Venetia, R. Pampanini, 574 (LE); *14—15* — *Achlys triphylla* DC., California, J. P. Tracy, 6673 (LE); *16—17* — *Vancouveria hexandra* C. Morr. et Decne. Pacific Coast, 6 1880, T. J. Howell (LE).

К ст. В. Ш. Агабабяна стр. 956

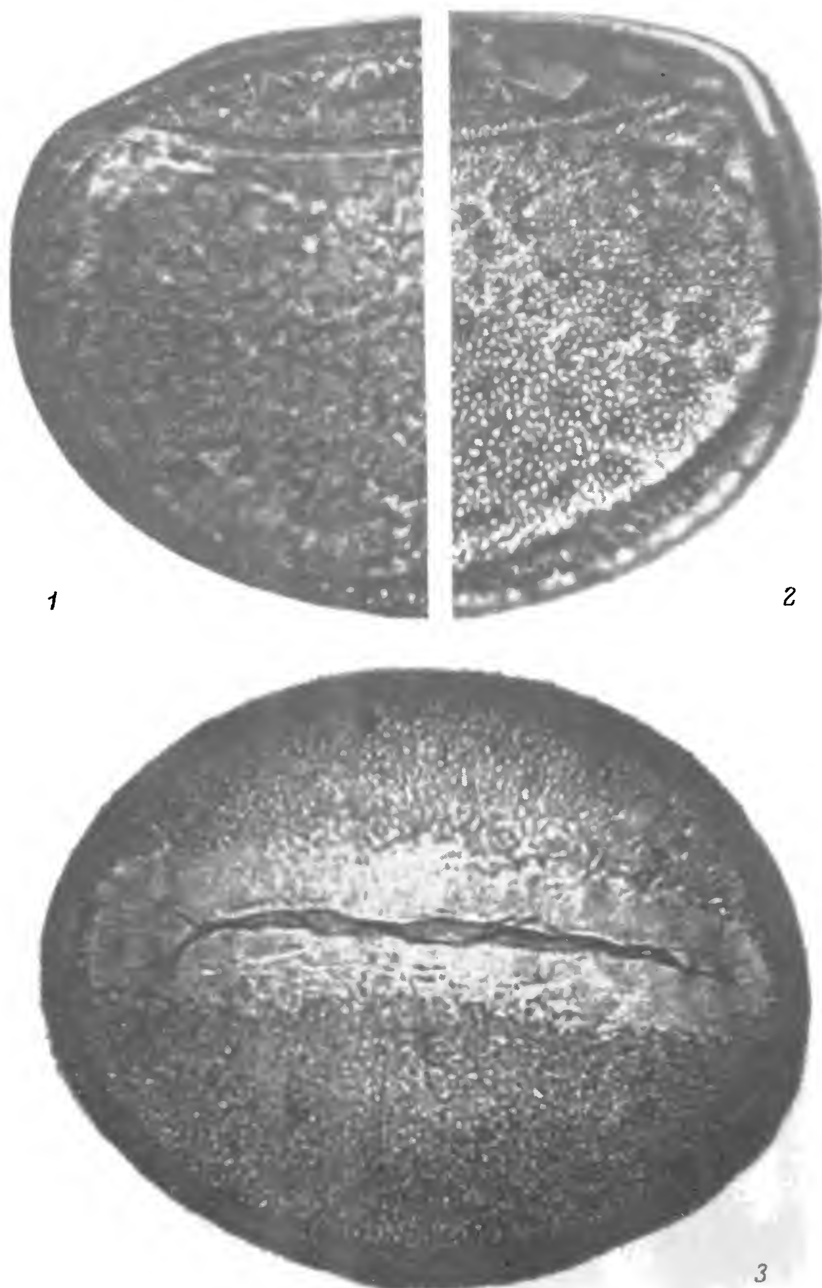
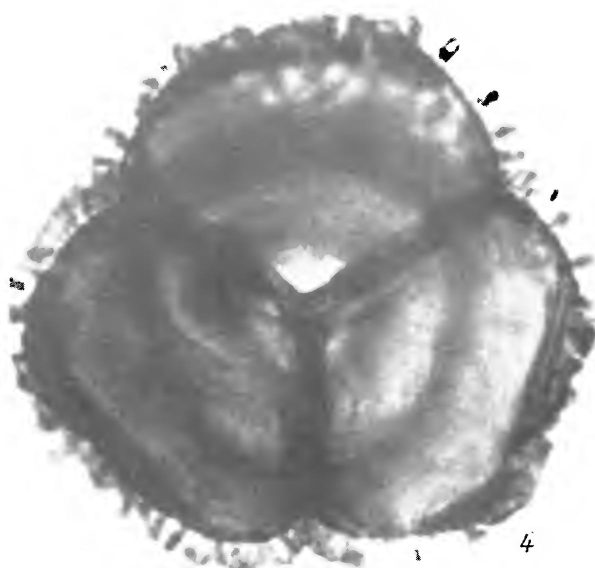
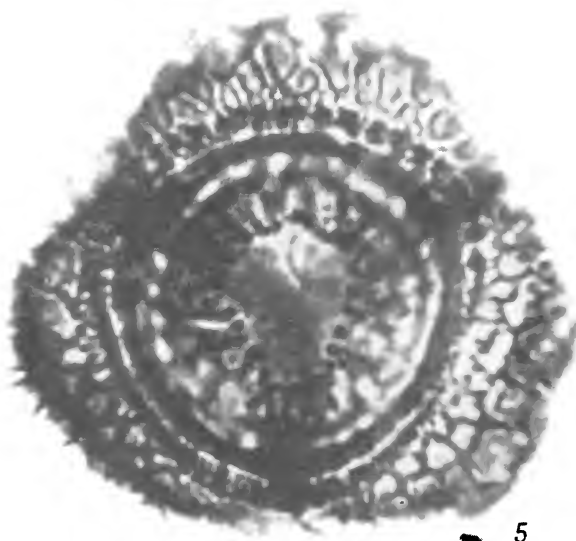


Таблица I

1—3 — Magnolia grandiflora.
(См. продолжение)





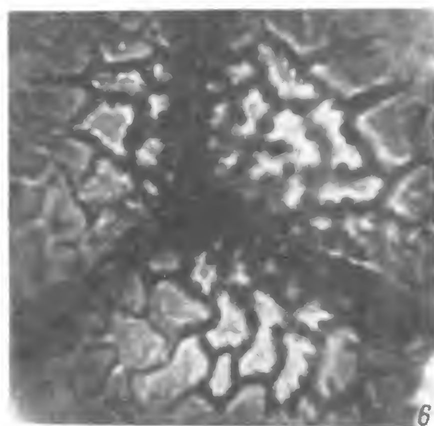
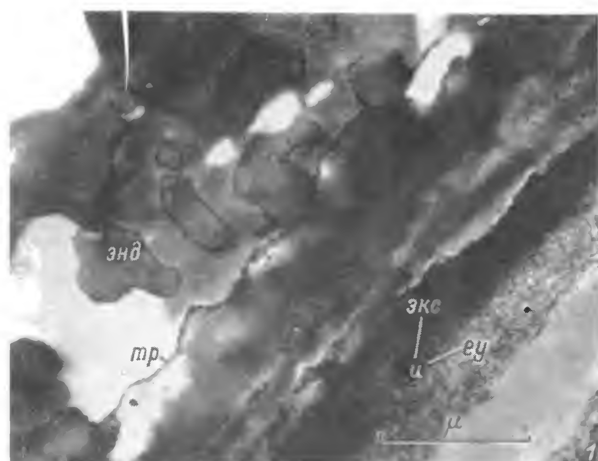
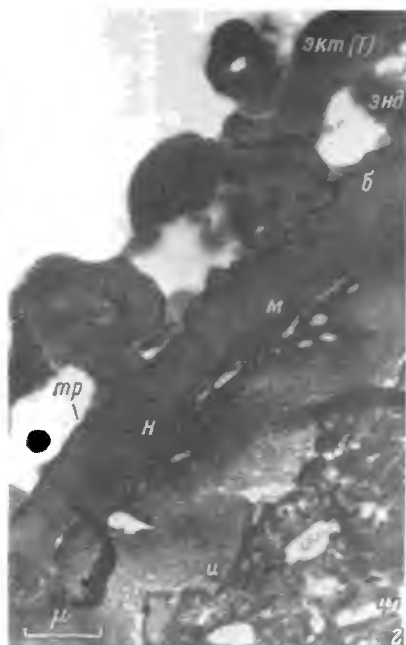
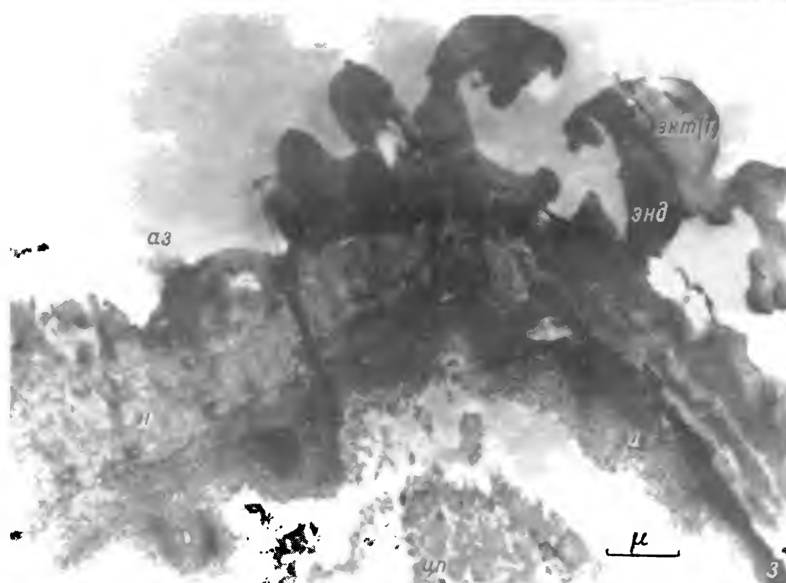


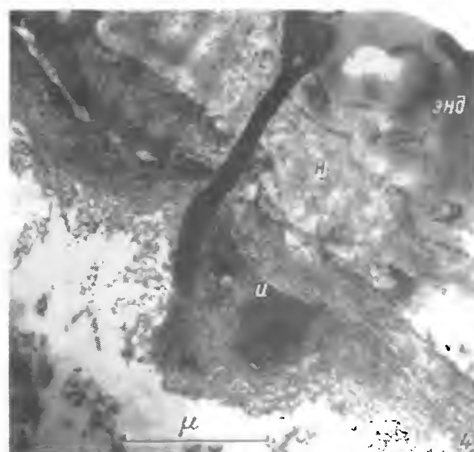
Таблица I (*продолжение*)

4—6 — *Drimys winteri*. Световой микроскоп, увел. 7×100).









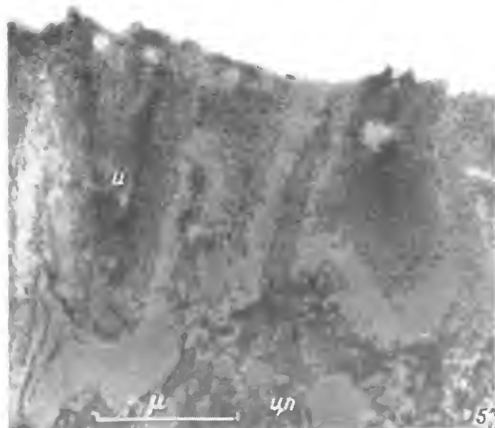
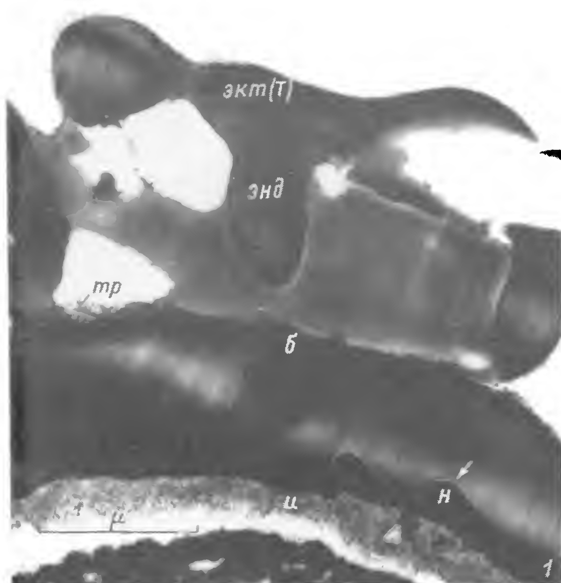
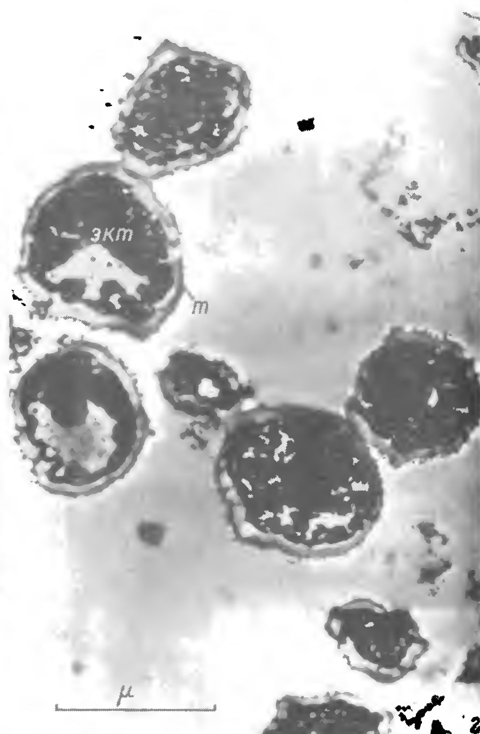


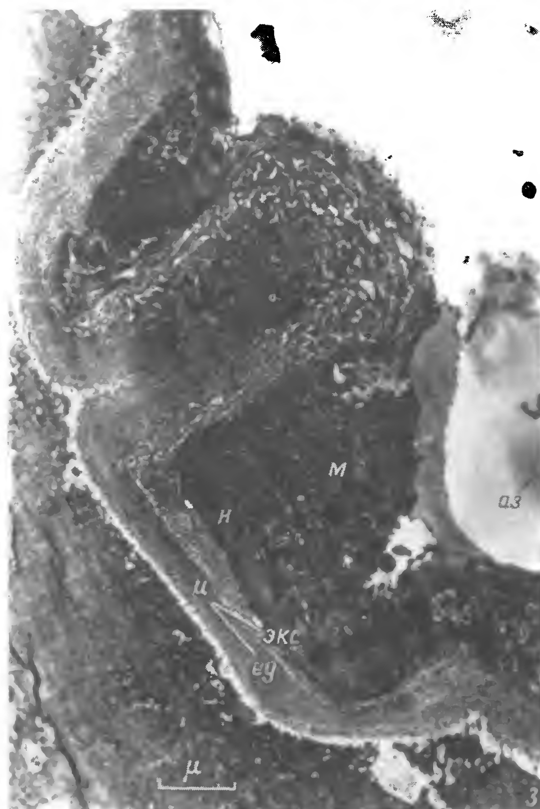
Таблица II

Magnolia grandiflora: *1* — участок скульптированной части спородермы (увел. 10 500); *2* — то же (увел. 5250); *3* — срез через апертурную зону (увел. 5250); *4*, *5* — то же (увел. 10 500). Условные обозначения для таблиц II и III: *экт* (*т*) — эктосэкзина (тегиллюм); *энд* — эндосэкзина *м* — мэкзина; *н* — нэкзина; *б* — базосэкзина; *и* — интина (суинтина и экзинтина); *аз* — апертурная зона; *тр* — трифина; *цп* — цитоплазма.

К стр. 957







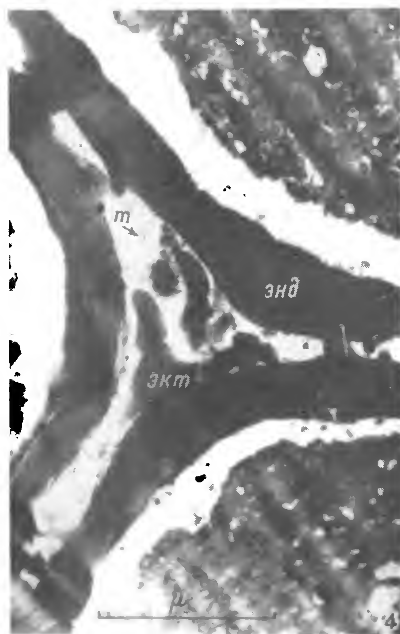


Таблица III

Drimys winteri: *1* — продольный срез через участок скульптированной части спородермы (увел. 10 500); *2* — то же, поперечный срез (увел. 10 500); *3* — апертурная зона (увел. 5250); *4* — место соединения отдельных зерен в тетраде (увел. 10 500). Остальные обозначения те же, что и на табл. II.

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

ЦЕНТРАЛЬНАЯ КОНТОРА «*АКАДЕМКНИГА*»

В МАГАЗИНАХ *«АКАДЕМКНИГА»*
ИМЕЮТСЯ В ПРОДАЖЕ КНИГИ:

Абрамов И. И. Проблема эндемизма у листостебельных мхов. (Комаровские чтения. Вып. 22). 1969. 55 стр. *24 коп.*

Арктическая флора СССР. Критический обзор сосудистых растений, встречающихся в арктических районах СССР. Вып. 5. 1966. 208 стр. *1 р. 17 к.*

Базилевская Н. А. и др. Краткая история ботаники. Труды Московского общества испытателей природы. Т. 31. 1968, 310 стр. *2 р. 09 к.*

Бардунов Л. В. Листостебельные мхи Восточного Саяна. 1965. 160 стр. *87 коп.*

Бардунов Л. В. Листостебельные мхи побережий и гор Северного Байкала. Труды Восточно-Сибирского филиала АН СССР. Вып. 42. Серия биологическая. 1961. 120 стр. *68 коп.*

Библиографический справочник к «Ботаническому журналу». Т. т. 41—50. 1956—1965 гг. 1969. 132 стр. *68 коп.*

Ботанические материалы Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова.

Т. 20. 1960. 515 стр. *2 р. 60 к.*

Т. 22. 1963. 341 стр. *1 р. 67 к.*

Ботанические материалы Отдела споровых растений Ботанического института им. В. Л. Комарова.

Т. 14. 1961. 295 стр. *1 р. 42 к.*

Т. 15. 1962. 188 стр. *92 коп.*

Т. 16. 1963. 203 стр. *90 коп.*

Васильев В. Н. Род Empetrum. 1961. 132 стр. *58 коп.*

Васильченко И. Т. Новые для культуры виды яблони. 1963. 153 стр. *58 коп.*

Верещагина И. В. и др. Флоксы Сибири. 1969. 99 стр. *52 коп.*

Домбровская А. В. Конспект флоры лишайников Мурманской области и Северо-Восточной Финляндии. 1970. 118 стр. *72 коп.*

1 р. 50 к. Индекс 60075

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

ГОТОВЯТСЯ К ПЕЧАТИ КНИГИ:

Розы. (Краткие итоги интродукции в Главном ботаническом саду Академии наук СССР). 20 л. 2 р. 50 к.

Книга написана на основе обобщения многолетних материалов по интродукции роз и их изучения в условиях средней зоны СССР. Дано описание 2331 сорта и 36 видов и разновидностей роз. Общее число новых сортов впервые рассмотренных в настоящей работе, составляет почти 1200 наименований. Особое внимание уделено сортам, рекомендуемым для массового размножения в средней зоне СССР. Книга хорошо иллюстрирована.

Издание рассчитано на специалистов, занимающихся интродукцией и озеленением, ботаников, работников питомников и широкие круги любителей цветоводства.

Определитель высших растений Крыма. 52 л. 5 р. 60 к.

В издание включены все папоротниковые (хвощи, папоротники), голосеменные и покрытосеменные (цветковые) растения, дико произрастающие на Крымском полуострове, а также некоторые растения иноземного происхождения, вполне здесь одичавшие и, таким образом, прочно вошедшие в состав Крымской флоры. Всего в определителе приведено около 2300 видов.

Рассчитан на широкий круг ботаников, преподавателей вузов и школ, агрономов, географов, краеведов, туристов и любителей природы.

ДЛЯ ПОЛУЧЕНИЯ КНИГ ПОЧТОЙ ЗАКАЗЫ ПРОСИМ НАПРАВЛЯТЬ ПО АДРЕСУ:

Москва, В-463, Мичуринский проспект, 12, магазин «Книга — почтой» Центральной конторы «Академкнига»;

Ленинград, П-110, Петрозаводская ул., 7, магазин «Книга — почтой» Северо-Западной конторы «Академкнига» или в ближайшие магазины «Академкнига».

Адреса магазинов «Академкнига»:

Алма-Ата, ул. Фурманова, 91/97; **Баку,** ул. Джапаридзе, 13; **Днепропетровск,** проспект Гагарина, 24; **Душанбе,** проспект Ленина, 95; **Иркутск,** 33, ул. Лермонтова, 303; **Киев,** ул. Ленина, 42; **Кишинев,** ул. Пушкина, 31; **Куйбышев,** проспект Ленина, 2; **Ленинград,** Д-120, Литейный проспект, 57; **Ленинград,** Менделеевская линия, 1; **Ленинград,** 9 линия, 16; **Москва,** ул. Горького, 8; **Москва,** ул. Вавилова, 55/7; **Новосибирск,** Академгородок, Морской проспект, 22; **Новосибирск,** 91, Красный проспект, 51; **Свердловск,** ул. Мамина-Сибиряка, 137; **Ташкент,** Л-29, ул. Ленина, 73; **Ташкент,** ул. Шота Руставели, 43; **Томск,** наб. реки Ушайки, 18; **Уфа,** Коммунистическая ул., 49; **Уфа,** проспект Октября, 129; **Фрунзе,** бульвар Дзержинского, 42; **Харьков,** Уфимский пер., 4/6.